

БАЙКАЛЬСКИЙ МУЗЕЙ
ИРКУТСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН
ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИРКУТСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СО РАН

ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ ТАЛИЕВ
ЛЮБИТЬ НАУКУ, А НЕ СЕБЯ В НЕЙ

Авторы-составители
доктор биологических наук *О.Т. Русинек*,
доктор биологических наук *В.Г. Сиделева*

Ответственные редакторы
кандидат географических наук *В.А. Фиалков*
кандидат технических наук *В.А. Шелехов*

Иркутск
2018

УДК 58(571.5)(092)
ББК Е5(2Р54)дТалиев Д.Н.
Т16

Дмитрий Николаевич Талиев. Любить науку, а не себя в ней / Авторы-сост. О.Т. Русинек, В.Г. Сиделева. – Иркутск: Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2018. – 95 с.

Книга посвящена выдающемуся ихтиологу, кандидату биологических наук, Дмитрию Николаевичу Талиеву (1908–1952 гг.) в связи с его 110-летним юбилеем. Впервые представлена информация о его жизни и научной деятельности. Д.Н. Талиев внес большой вклад в изучение эндемичных рыб Байкала. С 1944 г. по 1947 г. Д.Н. Талиев был директором Байкальской лимнологической станции АН. Многие научные направления, которые разрабатывал Дмитрий Николаевич, получили свое развитие на новом методическом уровне в наше время. Данные, полученные Дмитрием Николаевичем по биологии отдельных видов никто до сих пор не смог превзойти.

Издание предназначено для широкого круга читателей – биологов, экологов, преподавателей и студентов естественнонаучного и гуманитарного профилей, для работников заповедных территорий, а также для тех, кто интересуется историей науки.

Рис. 40. Библиогр.: 22 назв.

*Посвящается
110-летию со дня рождения
Дмитрия Николаевича Талиева*

ВВЕДЕНИЕ

Глубокоуважаемые коллеги и друзья!

Вашему вниманию предлагается пятый выпуск серии «Исследователи Байкала». Он посвящен 110-летию со дня рождения выдающегося ихтиолога, байкаловеда Дмитрия Николаевича Талиева (1908–1952 гг.).

Д.Н. Талиев внес огромный вклад в изучение рыб озера Байкал, несмотря на то, что прожил короткую жизнь.

Впервые мы публикуем сравнительно полную информацию о жизни и научной деятельности Д.Н. Талиева, используя архивы Байкальского музея и документы из Архива РАН.

Дмитрия Николаевича Талиева отличала особая увлеченность научной работой, преданность делу и людям, с которыми его связывала жизнь, а также бесконечная благодарность учителям, с ними он всю жизнь поддерживал тесные отношения. Д.Н. по-настоящему любил Байкал, изучению природы которого посвятил свою жизнь.

В рамках очерка мы переиздаем статью Д.Н. Талиева «К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*», которая была опубликована 70 лет назад в Трудах байкальской лимнологической станции (Т. 12, 1948 г.). Вопросы, поднятые в статье, по-прежнему актуальны. Ее содержание отражает широкий научный кругозор и профессионализм Д.Н. Талиева. Статья является частью яркого фундаментального научного наследия Д.Н. Талиева и может служить хорошим примером для начинающих исследователей.

Выражаем глубокую благодарность к.б.н. З.В. Слугиной за фотографии сотрудников Байкальской лимнологической станции Академии наук и Лимнологического института, Т.П. Лопиной – сотруднику Иркутской областной государственной универсальной научной библиотеки им. И.И. Молчанова-Сибирского за помощь в поиске редких статей Д.Н. Талиева, Е.В. Ожеговой – сотруднику Центральной научной библиотеки Иркутского научного центра, Е.В. Головачевой – ведущему специалисту научной библиотеки Байкальского музея ИНЦ за помощь в подборе публикаций и архивных материалов, связанных с жизнью и научной деятельностью Д.Н. Талиева и А.Я. Базикаловой.

БИОБИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Дмитрий Николаевич Талиев родился 28 мая 1908 г. в г. Лысьве Пермской губернии¹ (рис. 1). Отец Николай Сергеевич Талиев инженер-электрик, сын земского врача Сергея Георгиевича Талиева. Он был уважаемым человеком и славился в округе блестяще проведёнными операциями, а также отличался отзывчивостью, помогал многим простым людям и много делал для организации общедоступных больниц.

Мать Мария Александровна происходила из мещан Верхне-Исетского завода (Уральская область). До революции Мария Александровна служила учительницей народных школ, а после революции работала в школах 1 ступени по ликвидации неграмотности.

Детство Д.Н. прошло на Урале. Через год после рождения Мити семья переехала в г. Нижние Серги² (близ Екатеринбурга) (рис. 2). Его отец, Николай Сергеевич должен был на несколько лет выехать в Германию для получения инженерного образования. Митя и его мать жили в семье дедушки С.Г. Талиева. Как писал С.Д. Талиев: «Дедушка был всесторонне развитым жизнерадостным человеком, имел блестящую память, знал и любил литературу, был дружен с художником В.Д. Поленовым, писателем Д.Н. Маминым-Сибиряком. Он не любил город, избегал частной практики, был радушен и внимателен с простыми людьми. Всегда находил время для воспитания детей и внука вместе с почитавшими его бабушкой и Марией Александровной».

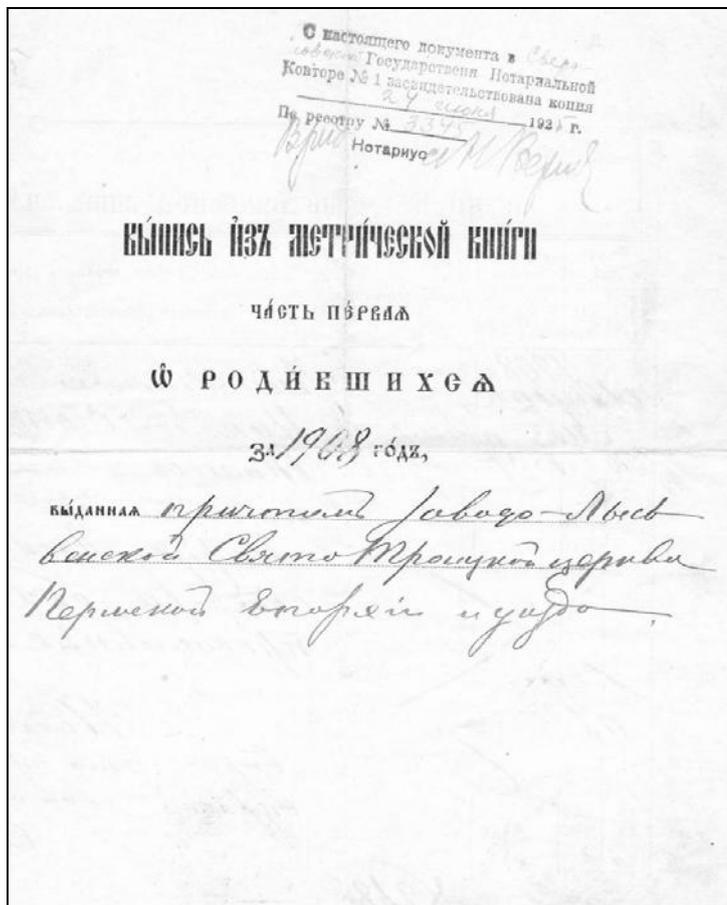
Заложенные в раннем возрасте впечатления, привычки и традиции семьи сохранялись в характере Д.Н. Талиева на всю жизнь. Мать Мария Александровна сопровождала и поддерживала сына всю свою жизнь.

С.Д. Талиев писал об отце: «Выкармливание молодых животных – коз, зайцев, различных птиц и др. было семейной традицией, повлиявшей позже на выбор профессии отцом. Животные, рыбы в аквариумах были у него всегда. На фотографиях разных лет бурундуки, лисёнок, коршун, чай-

¹ Лысьва – один из промышленных центров Пермского края, старинный горнозаводской городок, появившийся ещё в конце XVIII века. Река Лысьва, приток р. Чусовой. Название обычно переводят с коми-пермяцкого как «лыс» – хвоя и «ва» – вода. Еще одна версия производит название реки от мансийского «луос, луус», что значит болотный луг, пойма.

² Нижние Серги возникли в 1743 году с чугуноплавильного и железоделательного завода, основанного Никитой Никитичем Демидовым. Это был крупнейший завод на реке Серге. Именно здесь был центр горного округа, располагалось главное управление заводов. В 1873 году в поселке Нижнесергинского завода побывал основатель УОЛЕ (Уральское общество любителей естествознания) Онисим Егорович Клер. Позже он написал в «Записках УОЛЕ» (№ 1, 1874 г.): «Местоположение Нижне-Сергинского завода весьма живописно: селение разбросано по склонам крутых гор».

ка, многочисленные собаки. Одним из последних был солидный серый гусь, выходивший встречать отца, возвращавшегося с работы. Будучи хорошим охотником, он со вниманием относился к охране гнёзд, устройству скворечен, подолгу наблюдал за птицами. Однажды на току в Крестовке³ он так замер, что большая сова села ему на плечо».



ВЫПИСЬ ИЗ ИМПЕРИЧЕСКОЙ КНИГИ, ЧАСТЬ ПЕРВАЯ, О РОДИВШИХСЯ, ЗА 1908 ГОДА.						
Фамилия, имя, отчество и фамилия родителей, и книги крестовосвещения.	Знамя, пола, отчество и фамилия крестовосвещенных.	Кто совершил таинство крещения.	Религиозное пожелание записи по желанию.			
Фамилия, имя, отчество и фамилия родителей, и книги крестовосвещения. <i>Николаевичейъ сави</i> <i>Николай Сергеев</i> <i>Талиевъ и сави</i> <i>ная мена ево</i> <i>Маріе Анне</i> <i>Савинова, оба</i> <i>првословные.</i>	Знамя, пола, отчество и фамилия крестовосвещенных. <i>Враго Сергей</i> <i>Савиновичъ</i> <i>Талиевъ и дова</i> <i>врнаго имени сийъ съ внаго</i> <i>ра Авва Вера</i> <i>душирова Ду</i> <i>дина.</i>	Кто совершил таинство крещения. <i>Сващенникъ</i> <i>Милора</i> <i>Добромировъ</i> <i>сый съ внаго</i> <i>наго Коф</i> <i>арифова</i> <i>Кополова.</i>	Религиозное пожелание записи по желанию. 	Настоящая выписка с подлинника верна, что против оригинала церкви ездася впродол своей подлинной и перепише церкви (Сващенникъ <i>Савиновъ Добромировъ</i>) Настоящая выписка <i>Богословъ</i>		

Рис. 1. Свидетельство о рождении Д.Н. Талиева.

³ Крестовая падь находится в пос. Листвянка на Байкале.



Рис. 2. Святотроицкая церковь (построена в 1782 г.), в которой крестили Дмитрия Николаевича Талиева, Нижние Серьги.

Впечатления детства на Урале, самые светлые в памяти Д.Н., сохранили представление о жизни в гармонии с природой. «Эстетику таких взаимоотношений он видел и в обустройстве уральских поселений среди сосновых боров и невысоких гор, часто вспоминал об этом в Сибири, где тайга и жильё человека были обычно разделены. Стремление привить здесь знакомый с детства и близкий его сердцу уклад постоянно проявлялось в его суждениях и делах» (С.Д. Талиев). Д.Н. Мамин-Сибиряк так описывает красоту родного края: «Целый день с величайшим удовольствием пробродил я по лесу, который здесь, в горах, необыкновенно хорош, особенно густые, темные ели и пихты. Изредка попадаются где-нибудь “на взлобочках” или на откосе горы небольшие сосновые бора, где дерево стоит к дереву, как восковые свечи; на местах, где лес вырублен, непременно растет светлый, как транспарант, березник» («От Урала до Москвы»).

В 1919 г. Дмитрий поступил в Ревдинскую прогимназию. В 1922 г. перевелся в Некрасовскую школу II ступени в г. Свердловске, окончил ее в 1925 г. В эти годы он также работал препаратором в Свердловском областном музее, под руководством проф. Владимира Онисимовича Клера и участвовал в организации уральского отделения кружка юных натуралистов (рис. 3).

В 1925 г. Д.Н., получил направление в Ленинградский ветеринарный институт, где учился один год, работая одновременно на кафедре зоологии и сравнительной анатомии.

Рис. 3. Владимир Онисимович Клер сын Онисима Егоровича Клера (основателя Уральского общества любителей естествознания). Доктор естественных наук (1904), доктор биологических наук (1935). Окончил Женевский университет (1901, Швейцария). Автор научной концепции зоопарка. С марта 1928 г. возглавлял Уральскую краевую межведомственную комиссию по охране природы.



Осенью 1926 г. Д.Н. перевелся на 2-й курс физико-математического факультета Ленинградского университета, на биологическое отделение. Д.Н. писал, что такое решение он принял потому, что «еще с детских лет



имел совершенно определенный интерес к зоологии». Поступив в университет, Д.Н. начал проходить большой практикум по зоологии позвоночных под руководством проф. К.М. Дерюгина (рис. 4), от которого получил специальную тему «Морфология мозга скатов».

Рис. 4. Профессор Константин Михайлович Дерюгин (1878–1938) – русский зоолог, гидробиолог и океанолог.

Отец Д.Н. Талиева развивал увлечения сына, будучи сам любителем природы. Но он не одобрил выбор Дмитрия, считая более полезным техническое образование. Лишь позднее, осознав успехи сына на поприще биологии, смирился с его выбором профессии.

Первую половину лета 1927 г. Д.Н. работал в Петергофском естественно-научном институте и в конце лета был командирован Ленинградским обществом естествоиспытателей на Урал для сбора птиц, которыми начал заниматься, еще когда был препаратором Свердловского музея. В 1925 г. была опубликована его первая работа по пернатым «О причинах альбинизма у уральских оседлых птиц».

В начале 1928 г. он закончил, порученную К.М. Дерюгиным работу, опубликовав в трудах Ленинградского общества естествоиспытателей статью «К морфологии мозга скатов» (рис. 5). Лето 1928 г. провел на Севастопольской биологической станции АН СССР, где знакомился с морской фауной и продолжил работу по изучению мозга скатов, но уже физиологическими методами.

К морфологии мозга скатов.

С 9 рисунками.

Д. М. Талиев.

(Из лаборатории сравнительной анатомии и зоологии позвоночных Ленинградского Государственного Университета.)

Зимой 1926/27 г. проф. К. М. Дерюгиным был мне любезно предоставлен мозг двенадцатиплудового ската *Urolophus giganteus*, добытый им во время работ на Японском море и описанный Г. Линдбергом, как новый вид.

Данные, полученные при исследовании этого мозга и проходящих под ним *arteria vertebralis*, оказались настолько интересны, что, по предложению проф. К. М. Дерюгина, я решился приступить к сравнительно-анатомическому обзору мозга скатов. Мною были еще исследованы мозги *Raja radiata*, *Dasyatis akajei* и *Trygon pastinaca*, полученные из коллекции К. М. Дерюгина.

Считаю своим приятным долгом выразить здесь глубокую благодарность моему глубокоуважаемому учителю, проф. К. М. Дерюгину, за его неизменно теплое отношение к моей работе, проходящей под его постоянным руководством. Также выражаю благодарность А. А. Гавриленко за ценные советы и указания. Так как мозг *Raja* сделался классическим объектом при изучении мозгов скатов, то я начинаю с него свое сравнительно-анатомическое описание.

Мозг *Raja radiata*.

Telencephalon относится к длине *metencephalon* как 1:1; имеет на дорзальной стороне хорошо выраженные *lobi olfactorii*, отделенные от общей массы *telencephalon* бороздой, почти доходящей к низу до бугра, обозначенного Джонстоном (Johnston, 1911) как *primordium hippocampi*. На дорзальной поверхности из общей массы *telencephalon* заметно выделяется бугор, лежащий на середине и граничащий внизу с *recessus neuroporicus*

Труды Ленингр. Общ. Естествов. Т. LVIII, вып. 2.

10

Рис. 5. Титул и две первые страницы статьи Д.Н. Талиева «К морфологии мозга скатов» (1928).

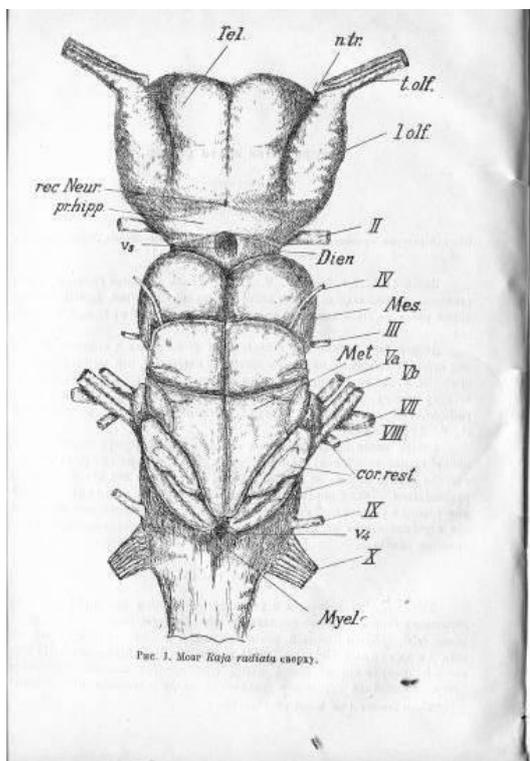


Рис. 1. Мозг *Raja radiata* сверху.

и непосредственно под ним передвонный бугор — *primordium hippocampi*. Вентральная поверхность *telencephalon* более гладкая и имеет срединную борозду лишь в задней части. *Diencephalon* открыт лишь с дорзальной стороны, вмещая в себя третий желудочек, прикрытый *pia mater*; с вентральной же стороны *diencephalon* совершенно закрыт *lobi inferiores* и *chiasma nervorum opticum*.

Saccus rosolusosus имеет вид трехугольного мешка с более равными парными долями, принимающими треугольную форму.

Гипофизе дает вперед отросток, почти не раздвоенный, как у выше рассматриваемого мозга *Dasyatis akajei*. Длина *metencephalon* относится к длине *telencephalon* как 1:2. *Lobi optici* почти круглой формы, на вентральной поверхности борозда, делющая *metencephalon* на 2 полушария, почти незаметна, а имеются два продольных утолщения — *crura cerebri*. Заметно также некоторое утолщение при переходе в *myelencephalon metencephalon*. Толщина его относится к толщине *telencephalon* как 1:2. Переход 2 узла почти прямой и ограничен прямой сторонами, сама же *metencephalon* полагается кольцеобразно. На дорзальной поверхности он имеет две более значительные борозды, взаимно перпендикулярные, но, по-видимому, *metencephalon* делится на две части наиболее глубокой горизонтальной бороздой; вторая же, судя по аналогичной борозде *Raja clavata* образована лишь желобом, вмещающим в себя два ствола *arteria carotis*. Передняя часть *telencephalon* несет на своей поверхности лишь две симметричные борозды в нижних углах, задняя же часть имеет вид равнобедренного треугольника, в основании которого замечаются борозды — *sulci*, ограничивающие симметрично с каждой стороны по заднеосновному участку, прилегающему к равным сторонам треугольника; кроме того, перпендикулярно этим бороздам отходят две борозды.

Metencephalon превращается ножками в *myelencephalon*. Без задних частей *metencephalon* окружена висцеральными *corpora restiformia*, вперед доходящими до ветви *nervus trigemini-runcis ophthalmicus*. Поверхность *corpora restiformia* напоминает всякая поверхность *metencephalon* и разделена на 3 части: переднюю заднюю, арду, прикрывающую 2 остальные и нижнюю с бороздой, которая переходит в соединительнотканную прослойку между ветвями *n. trigemini maxillaris* и *mandibularis*.

Длина *myelencephalon*, взятое до отхождения заднего корешка *n. vagus*, относится к длине *telencephalon* как 3:2. На дорзальную поверхность открывается своей вершиной — *calamus scriptorius*, 4-ый желудочек, прикрытый *pia mater*. На вентральной поверхности хорошо заметны медовальные внутренние пирамиды и лишь сверху под *metencephalon* мало выражены медовальные наружные. Дорзальная же поверхность за мозжечком имеет лишь небольшие борозды. *Tractus olfactorius* отходит под тупым углом от *lobi olfactorii*.

Весной 1929 г. поступил лаборантом в отдел прикладной ихтиологии Государственного института опытной агрономии и был командирован на Белое море для научно-промыслового изучения беломорской трески и сельди (рис. 6).

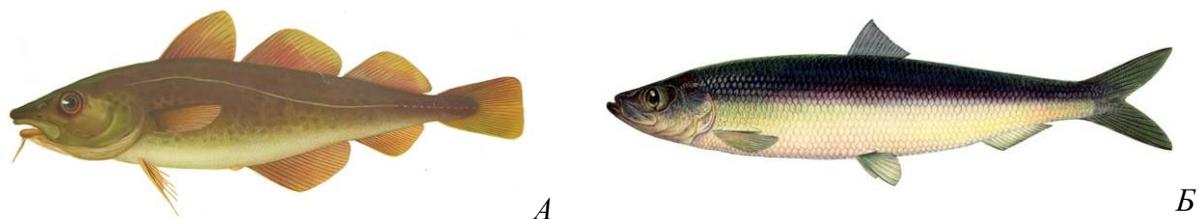


Рис. 6. Рыбы Белого моря: треска (*Gadus morhua marisalbi*) (А) и сельдь (*Clupea herengus pallasi marisalbi*) (Б).

В студенческие годы Д.Н. Талиев учился на одном факультете с Александрой Яковлевной Базикаловой (рис. 7, 8). Они поженились 15 октября 1929 г. (рис. 9). Как писал в своих воспоминаниях их сын Сергей Дмитриевич: «...с этого времени мама, А.Я. Базикалова, всегда была не только верным другом и спутником, но и первым рецензентом и редактором научных трудов отца, соавтором совместных исследований» (рис. 10).

В конце 1929 г. Д.Н. Талиев закончил работу по беломорской треске, подготовив обобщающую статью «К познанию трески Белого моря», опубликованную в 1931 г.

В марте 1930 г. Д.Н. окончил Ленинградский государственный университет. В мае 1930 г. Д.Н. Талиев поступил в Тихоокеанский научный институт рыбного хозяйства (г. Владивосток) на должность старшего ассистента.



Рис. 7. Александра Яковлевна Базикалова.



Рис. 8. А.Я. Базикалова. Автопортрет.

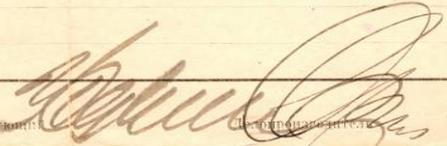
Пр. Уч. НКВД № 131/1-27 г. — Ф. № 63.

Свидетельство  **о браке № 6986**

Место для печати
 15 ОКТ. 1929
 Предано в том, что **Машев Николай Иванович** и **Базикалова Мария Ивановна** вступили в брак
 о чем в книге записей актов гражданского состояния

за 1 год числа 15 ОКТ. 1929 месяца произведена соответствующая запись.

Фамилии после заключения брака	Машев	Базикалова
--------------------------------	--------------	-------------------

М. П.  

Формат № ИР. 210. С. 3 Т. Формат 130 x 148. Заполнитель

Рис. 9. Свидетельство о браке А.Я. Базикаловой и Д.Н. Талиева.



Рис. 10. Д.Н. Талиев и А.Я. Базикалова (фотографии разных лет).

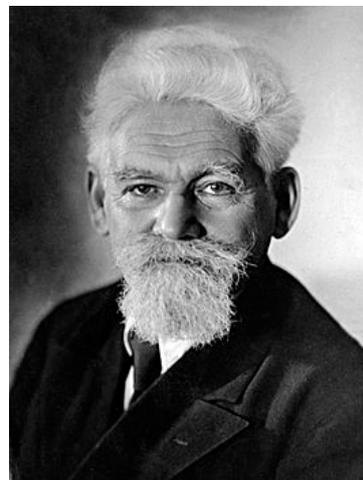
Летом 1930 г. он участвовал в отборе проб на гидробиологическом разрезе через Охотское море и проводил рыбохозяйственные исследования на охотском побережье. Весной 1931 г. был назначен заместителем начальника Нижне-Амурской комплексной экспедиции по выявлению новых рыболовецких угодий и участков берега, пригодных для зарыбления. По окончании экспедиции обрабатывал собранный на Амуре материал и был назначен руководителем группы по изучению дальневосточных лососевых рыб.

Как писал С.Д. Талиев: «Основные черты научного портрета отца, как и многих учёных его поколения, заложены старейшими профессорами Ленинградского (Петербургского) университета. Руководители К.М. Дерюгин, В.А. Догель, Л.С. Берг, как вспоминали ученики, передавали не только знания и методы науки, но и воспитывали необходимое в характере будущих исследователей – живое любопытство к природе, желание познать и объяснить сокровенное, трудолюбие и радость научных открытий, широту взглядов и познаний, культуру и этику представления научных данных. Многие годы они поддерживали связь со своими питомцами, помогали им. Расхождение во взглядах на предмет исследований (как бывало у отца с Л.С. Бергом) встречало понимание, если было хорошо аргументировано» (рис. 11, 12).



Рис. 11. Валентин Александрович Догель (1882–1955) – выдающийся русский и советский зоолог, профессор (1913), член-корреспондент АН СССР (1939), заслуженный деятель науки Казахской ССР (1944). Лауреат Ленинской премии.

Рис. 12. Лев Семёнович Берг (1876–1950) – выдающийся русский и советский зоолог, и географ, академик. Автор основополагающих работ по ихтиологии, географии, теории эволюции.



Желание перебраться на Байкал у Дмитрия Николаевича и Александры Яковлевны появилось во время одной из поездок, когда поезд шёл берегом озера. Такая возможность вскоре им представилась. На Байкальской лимнологической станции Академии наук (БЛС) освободилось 2 места научных сотрудников и в апреле 1932 г. Г.Ю. Верещагин, директор станции, принял их на работу на должности ученых специалистов (рис. 13).

Рис. 13. Профессор Глеб Юрьевич Верещагин (1889–1944). Первый директор Байкальской лимнологической станции АН СССР, выдающийся лимнолог.

В том же году Д.Н. Талиев, при содействии Глеба Юрьевича, подготовил небольшую научно-популярную книгу – биолого-географический очерк “Байкал”, свидетельствующую о его увлечённости озером, задачами исследований и быстром усвоении имеющихся научных знаний и большого объема информации. Г.Ю. Верещагин, сам исключительно увлечённый и трудоспособный, поддерживал энергичный ритм исследований и инициативу своих сотрудников.

В 1933–38 гг. Д.Н. изучал биологию байкальских бычков, а также занимался выяснением возможности их хозяйственного использования. Кроме того, за это время исследовал морфологию байкальских рыб и вел работу по рыбному хозяйству Байкала вообще.

Для выполнения поставленной задачи Д.Н. начал работать с коллекциями рыб, собранных экспедициями БЛС в 1930–1932 гг. К этому времени из байкальской фауны коттоидных рыб П. Палласом, Б. Дыбовским, В.Е. Яковлевым, Л.С. Бергом, В.И. Грациановым и А.А. Коротневым были описаны 17 видов из 9 родов. При изучении глубоководных коллекций БЛС, Д.Н. обнаружил новые таксоны коттоидных рыб. Вскоре появились первоописания двух новых видов *Cottinella werestschagini* (синоним *Neocottus werestschagini*) и *Limnocottus bergianus*, а также одного подвида *Cottocomphorus grewingki alexandrae* (рис. 14), которые были опубликованы в Трудах БЛС в 1935 г. Названы эти таксоны были в честь Глеба Юрьевича Верещагина, Льва Семеновича Берга и Александры Яковлевны Базикаловой (“alexandrae”) – супруги ученого.

Для изучения родственных связей внутри группы байкальских Cottoidei Д.Н. Талиев (1935, 1936) впервые для этой группы рыб применил методы иммунологии: реакцию гемагглютинации (склеивания эритроцитов крови) и реакцию преципитации (осаждение растворимого антигена при действии антител в присутствии электролита). Использование этих методов позволило установить близкородственные отношения между видами Cottoidei на биохимическом уровне.

Д.Н. понимал, какое большое значение имеют коттоидные рыбы в экосистеме Байкала и поэтому уделял большое внимание исследованию вопросов их пространственного распределения, биологии и численности отдельных видов коттоидных рыб. Результаты этих исследований были опубликованы в фундаментальных работах в 1935 и 1937 гг. (совместно с А.Я. Базикаловой, Т.И. Калининской и В.С. Михиным).

Для всестороннего морфологического исследования байкальских коттоидных рыб Д.Н. Талиев приступил к изучению скелета Cottoidei. Для остеологических исследований он имел отпрепарированные скелеты, рентге-

нограммы и просветленные препараты по новому для тех времен методу Холлистера (Hollister, 1934). Изготовление скелетов многих видов байкальских коттоидных рыб традиционным способом крайне затруднительно из-за малых размеров особей и очень тонких покровных костей черепа: их толщина у пелагических видов меньше одного миллиметра. Основная часть скелетов коттоидных рыб была выполнена с помощью «препараторских способностей» амфипод-стервятников из рода *Ommatogammarus* (рис. 15–17).

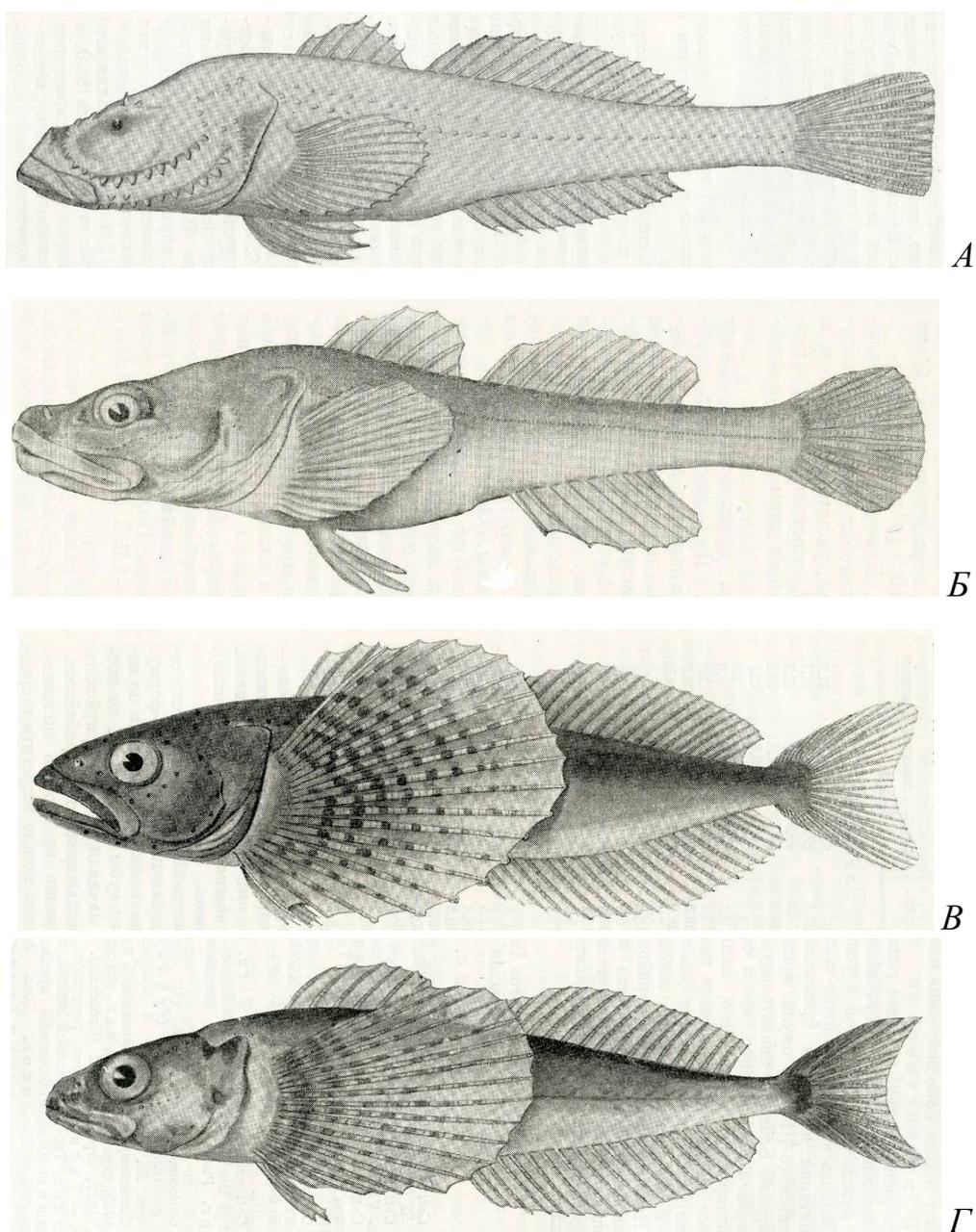


Рис. 14. *Cottinella werestschagini* – рыхлая широколобка: длина тела самок 130 мм, самцов – 114 мм, созревают в возрасте семи лет (А); *Limnocottus bergianus* – плоскоголовая широколобка максимальная длина тела 246 мм, вес 164 г, созревание в четырехгодовалом возрасте (Б); *Cottocomephorus alexandrae* – северобайкальская широколобка: длина тела самцов – 170 мм, самок 160 мм, созревают в возрасте трех–четырёх лет, самец (В) и самка (Г) (по Д.Н. Талиеву (1955)).



Рис. 15. *Ommatogammarus albinus* (мелкие организмы) и *Acanthogammarus grewingkii* (крупные) питаются остатками рыбы в ловушке на дне Байкала (кадр из видеоархива Байкальского музея ИИЦ, ГОА «Мир», мыс Сытый, глубина 540 м, 2010 г.).

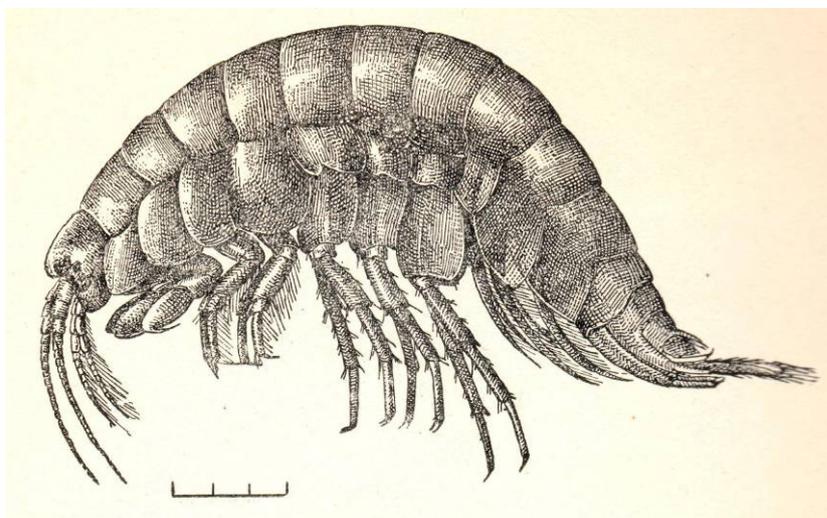


Рис. 16. *Ommatogammarus albinus* (рисунок А.Я. Базикаловой, 1945). Длина тела 20–25 мм.



Рис. 17. Скелеты бычков из коллекции Д.Н. Талиева (Байкальский музей ИИЦ).

В Байкальском музее Иркутского научного центра хранится коллекция Д.Н. Талиева, включающая 74 скелета рыб.

За первый период работы на БЛС с 1932 г. по 1939 г. Д.Н. Талиев неоднократно исполнял обязанности заместителя директора станции.

В 1936 г. Президиумом АН СССР Д.Н. Талиеву была присуждена степень кандидата биологических наук без защиты диссертации, а вскоре и звание старшего научного сотрудника.

Д.Н. Талиев проработал на Байкальской Лимнологической станции Академии наук СССР до 1939 г. За время работы на БЛС он занимался изучением генезиса байкальской эндемичной фауны при помощи иммунных реакций. Впервые в СССР в области зоологии он применил новые тогда методы исследований, а так же использовал их для определения рас у промысловых рыб, в частности у омуля.

В начале 1939 г. по ходатайству директора Зоологического института АН СССР (ЗИН) акад. С.А. Зернова (рис. 18) Д.Н. Талиев был переведен из БЛС в ЗИН для организации лаборатории экспериментальной систематики. В ЗИНе Д.Н. Талиев организовал и возглавил эту лабораторию. В этот период времени он преимущественно проводил работы по применению серологического метода в зоологии. Одновременно были начаты морфолого-экспериментальные работы по изучению эволюции бычковых рыб *Cottoidea* в связи с происхождением байкальских бычков.

С.Д. Талиев писал об этом периоде жизни отца: «Начало войны застало отца в Ленинграде, окружённом вскоре кольцом блокады. Некоторое время была неопределённость с отправкой на фронт или в ополчение, но потом стало ясно, что нужно рыть окопы, охранять учреждения во время бомбёжек. Всё это досталось в полной мере. Постоянны были дежурства на крыше Зоологического института, с тушением зажигательных бомб, под обстрелами. Много труда потребовал перенос обширных коллекций (включая байкальские) в подвалы. По предложению Е.Н. Павловского (рис. 19) Д.Н. Талиеву, а также группе сотрудников ЗИНа и Военно-медицинской академии была поручена оборонная тема по разработке в короткие сроки методики по применению стерильных личинок мух в военно-хирургической практике. Исследованиями были заполнены свободные от дежурств дни и ночи. Как он писал, возможность уйти в нужную работу позволяла хотя бы ненадолго забывать о голоде, холоде, бомбёжках и обстрелах. Эти работы Д.Н. Талиев вел до января 1942 г., когда окончательно слег с дистрофией II стадии.

Постоянной его болью были мать и сестра, жившие в Ленинграде с 1927 г. В начале войны они не эвакуировались, не желая оставить его одного, а позднее это стало невозможно.

Рис. 18. Сергей Алексеевич Зернов (1871–1945) – русский и советский зоолог, гидробиолог и общественный деятель, академик АН СССР (1931). Основоположник гидробиологии в России, создатель ее экологического направления. Директор Сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева (1917–1930), директор Зоологического института АН СССР (1930–1942).

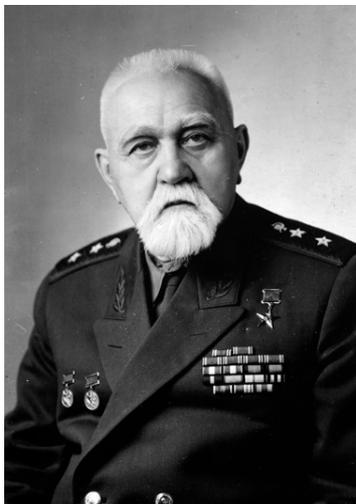


Рис. 19. Евгений Никонорович Павловский (1884–1965) – выдающийся зоолог, паразитолог, академик АН СССР (1939), АМН СССР (1944), генерал-лейтенант медицинской службы. С 1930 г. по 1965 г. сотрудник Зоологического института АН СССР (его директор в 1942–1962 гг.), с 1946 г. руководитель Отдела паразитологии и медицинской зоологии Института эпидемиологии и микробиологии АМН СССР.

Строчки из писем ноября 1941 г.: *“В Ленинграде сейчас гнусно, беспрестанный обстрел города из дальнобойных орудий (сегодня... снаряды падали у нас на Среднем), по 4–5 воздушных налётов в сутки, и кроме того, форменный голод. Погибаю и от холода, стали давать уже по 150 г хлеба и в столовой суп в семь лапшин... Бедные мама и Маюшка, чем только они несчастные не питаются, выхлопотал им обеды, мама ходит со мной в столовую, а Мае обед носит...”* и далее.

«На меня вдруг напала рабочая стихия, делаю столько, сколько не делал ещё во всю жизнь ... Вот только скверно, что из-за недоедания начал слабеть, но надеюсь, что пока продержимся, а там авось поедим американского хлеба... Мечтаю хоть денёк быть с вами, а как, наверное, хорошо в тайге ...”.

«Переписка военных лет отражает множество бытовых нужд. Отец всегда был очень заботлив, выполняя просьбы родных и знакомых во время постоянных поездок. Проявлял при этом инициативу и изобретательность, доставал порой то, что найти в полупустых магазинах было невероятно. Природным обаянием и улыбкой он располагал к себе и ему шли на встречу. Отец легко знакомился и сходил с людьми, особенно ценил натуры яркие, разносторонние, духовно одарённые, профессионалов и увлечённых своим делом людей, каким был он сам», вспоминал об отце С.Д. Талиев (1998).

Из Ленинграда Д.Н. писал на Байкал, куда жена и сын приехали за несколько дней до начала войны. В письмах он подробно рассказывал о блокадных буднях, судьбах людей, работе, надеждах и разочарованиях. Нередко посылал сыну довоенные открытки, на которых почти всегда были изображены лесные звери или птицы.

В 1941 г. при Сельскохозяйственной академии им. В.И. Ленина было организовано Всесоюзное объединение иммунобиологов, работавших с ботаническими и зоологическими объектами. Д.Н. Талиев был приглашен на первую конференцию этого объединения в Москву и там избран в Бюро всесоюзного объединения иммунобиологов, как авторитет в этой области науки.

По воспоминаниям С.Д. Талиева: «Почта шла месяц и более, временами связь прерывалась. Возможность выехать втроем через Ладогу представилась только весной 1942 г. На ледовой дороге машина попала под обстрел, утонули вещи, документы. Чудом, оставшись живы, они вернулись в Ленинград. Мария Александровна не дождалась второй возможности и умерла в городе. Отец с сестрой Майей выехали (эвакуировались) в марте. Сестра осталась у родных на Урале».

В 1942 г. Д.Н. Талиев получил разрешение Отделения биологических наук АН на прикомандирование к Байкальской станции.

С.Д. Талиев писал: «Помню приезд отца на санях, в тулупе со станции Байкал. Первое время он был очень истощён и подавлен. На мои наивные расспросы “о войне” отвечал неохотно. В одно из солнечных воскресений после схода льда взял меня на лодку. Проехали до Сытого мыса, а затем, отпустив лодку с нашим попутчиком, провёл и пронёс меня через перевал, через поляны жарков и заросли багульника. Лесные прогулки в окрестностях Листвянки, путешествия на Хамар-Дабан, в Тунку, на Селенгу, с ружьём и фотоаппаратом, совместно со мной, с мамой, с сотрудниками, друзьями были постоянны в жизни отца. Будучи достаточно загруженным делами, он находил для этого время, обычно утром в выходной. Ни разу он не был в доме отдыха или санатории, немногие отпуска использовал в основном для завершения накопившихся дел».

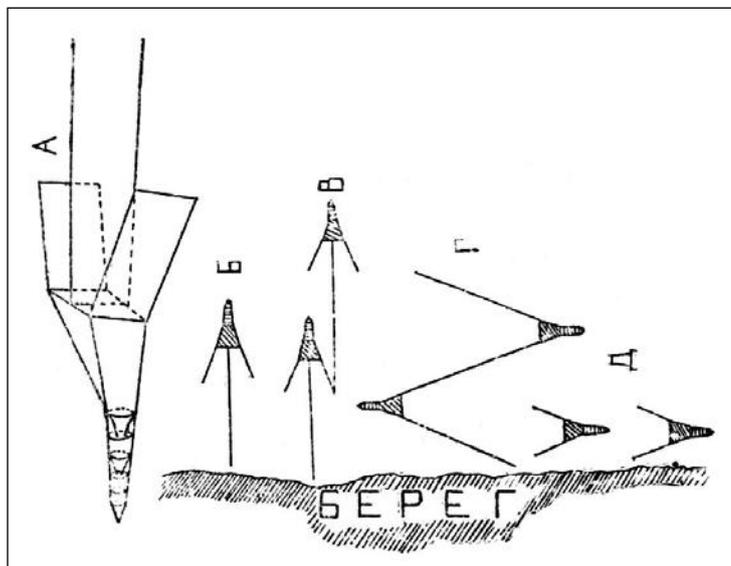
С июня 1942 г. Д.Н. Талиев начал вести научные работы по оценке рыбных запасов озера Байкал.

За период времени с 1942 г. по 1945 г. Д.Н. Талиевым было организовано и проведено три больших научно-промысловых экспедиции по Байкалу. По результатам работы этих экспедиций в число объектов промысла были включены и байкальские бычки. Прежде всего, была разработана методика лова этих сравнительно небольших рыб. В 1944 г. бычков стали до-

бывать столько, что начали строить консервный завод специально для переработки байкальских бычков.

Важно отметить, что благодаря исследованиям Д.Н. Талиева и при его непосредственном участии был поднят вопрос об интенсификации промысла байкальского налима и использовании его для получения медицинского рыбьего жира. В результате работ ихтиологических экспедиций были выявлены новые районы рыболовства на Байкале и в рыбопромышленность внедрены новые орудия промысла (рис. 20)⁴.

Рис. 20. Вентерь для отлова бычков (из статьи Д.Н. Талиева «Освоим бычковый промысел на Байкале» (1944).



В апреле 1944 г. после кончины Г.Ю. Верещагина Д.Н. Талиев стал директором БЛС (рис. 21). Он отстаивал фундаментальное научное направление «Происхождение флоры и фауны

озера Байкал», обоснованное Г.Ю. Верещагиным. Из письма Д.Н. 1945 г.: *«Делаю это исключительно ради служения науке..., без которой мне жизнь невыносима. Все это переношу... ради сохранения станции на Байкале, озере, которое... полюбил, в котором вижу откровения для целых разделов науки»*. Д.Н. Талиев ценой огромных усилий отстаивал существование и самостоятельность БЛС, которая позже (в 1961 г.) стала Лимнологическим институтом СО РАН. В 2018 г. БЛС и ЛИН СО РАН празднуют свое 90-летие (рис. 22–25).

⁴ Вентерь (от литовского *vėnteris* - верша из ивовых прутьев), также: кубырь, куток, мерёжа, вятель, фитиль, крылена, жак – рыболовная снасть-ловушка. Представляет собой цилиндрическую сетку, расправленную на деревянных или железных обручах. Первый, входной, обруч чаще всего имеет форму арки, на нижних концах которой закреплены небольшие груза, для более устойчивого положения. Задний конец её, кутец, через который вынимается рыба, завязывается и крепится к чему-либо, например, к кусту или, чаще всего, к специально воткнутому колу. В каждый обруч (или только в передний, в зависимости от размера) вставляется сетяной конус - усынок, задерживающий вошедшую рыбу. От входного обруча расходятся в стороны два направляющих крыла из сетки, которые крепятся к кольям, или используют два «конуса», соединённых между собой сеткой, которая крепится к верхнему и нижнему краю входных обручей (таким образом можно перегородить реку или старицу). Устанавливается в реках, озёрах, старицах. Рыба, наткнувшись на крыло или сетку, направляется вдоль неё и попадает во входное отверстие.

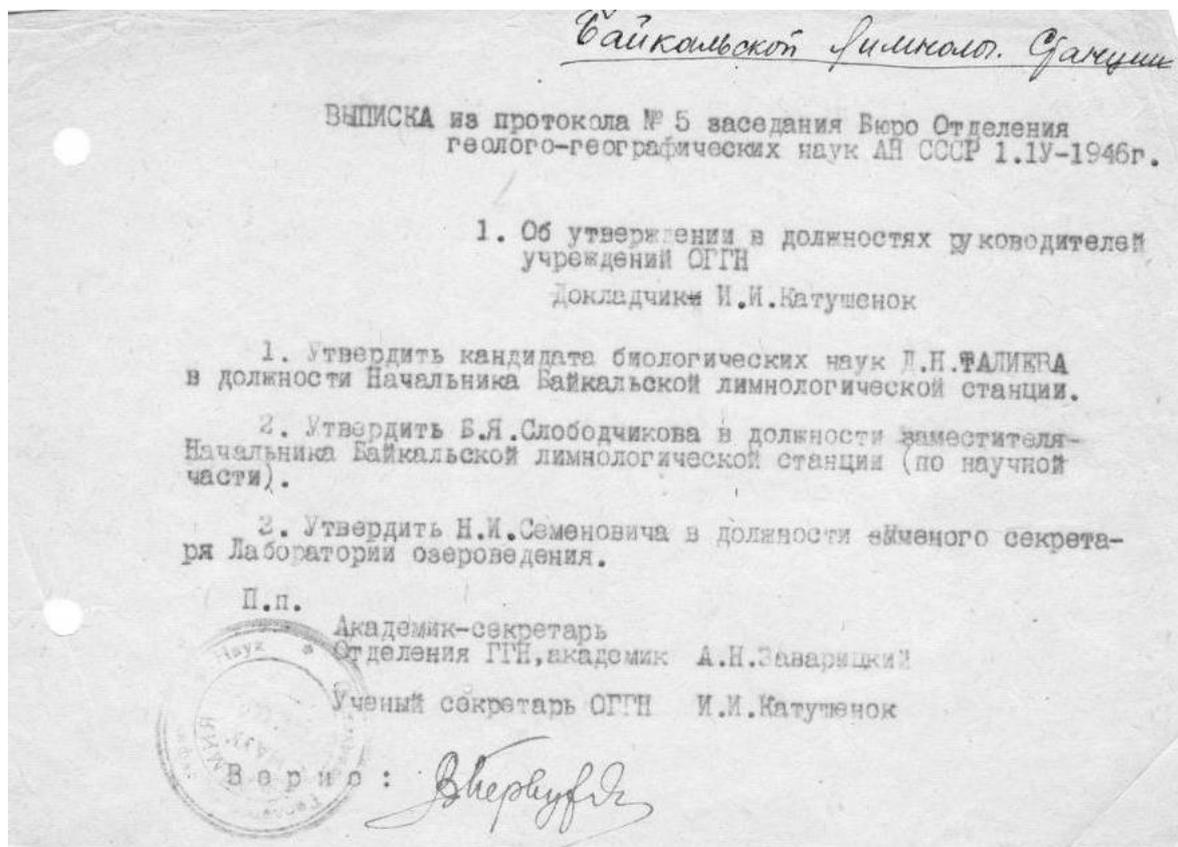


Рис. 21. Приказ об утверждении Д.Н. Талиева в должности директора Байкальской лимнологической станции Академии наук (архив Байкальского музея).

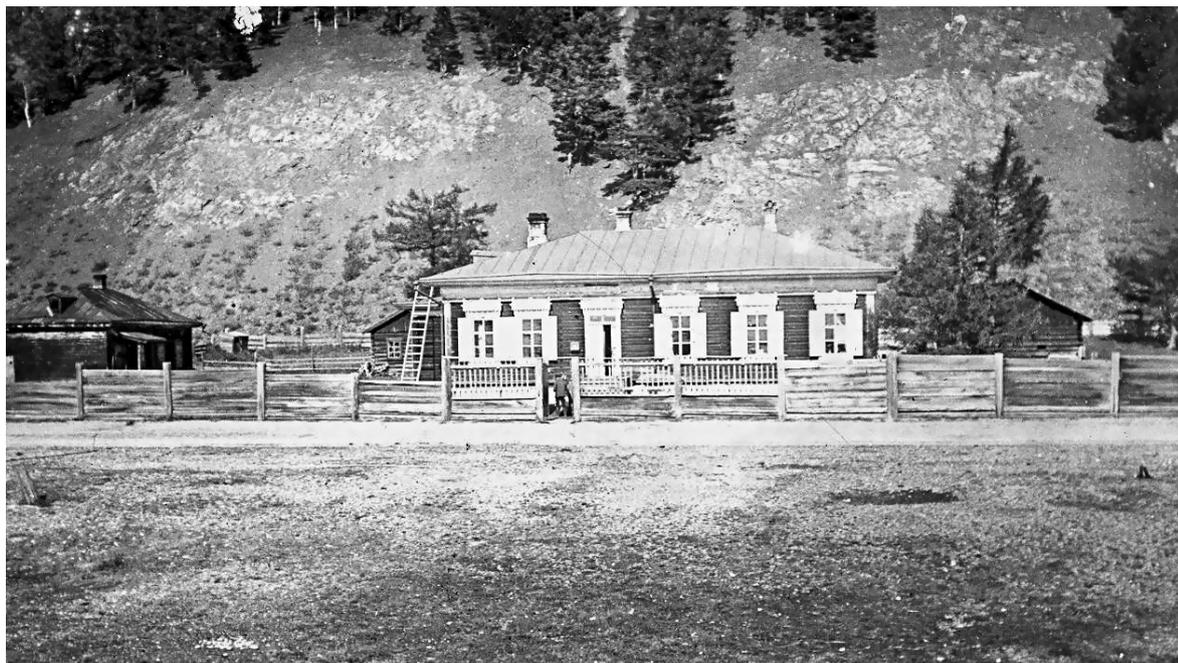


Рис. 22. Байкальская лимнологическая станция. 30-е годы XX века.



Рис. 23. Лимнологический институт в Листвянке. 1961 г.



Рис. 24. Байкальский музей Иркутского научного центра.



Рис. 25. Лимнологический институт Сибирского отделения РАН в Иркутске.

Из воспоминаний о Дмитрие Николаевиче Талиеве известно, что он был очень общительным, дружелюбным, приветливым и добрым человеком.

Сергей Дмитриевич Талиев писал: «До последних дней он поддерживал связь с друзьями детства на Урале. В Иркутске наиболее тёплые отношения были с проф. университета В.Н. Яснитским и его семьёй; их дружбу связывала и любовь к охоте. Он тяжело переживал преждевременную смерть В.Н. в 1945 г. Общение наших семей продолжалось и позже. У Яснитских жила сестра отца, Светлана, во время учёбы в Иркутске. Многолетняя дружба связывала отца с Н.А. Флоренсовым, исключительно одарённым человеком, увлечённым геологом. В беседах с Н.А. он узнавал много интересного о влиянии тектонических катастроф на жизнь в озере, отмечал это в письмах и научной работе. Постоянны были встречи с М.А. и Н.А. Ивановыми, Н.П. Ладейщиковым, М.М. Кожовым, многими биологами. В Москве его радушно встречали И.И. Малевич, Я.Н. Бирштейн, Н.М. Аничкова (“Мильевна – душа БЛС” в военные годы), родственники. Поддержку в делах станции и научных вопросах ему оказывали в университете и институте Океанологии. В Ленинграде его нравственным и научным ориентиром был Л.С. Берг. Он бывал дома у Л.С., знакомясь с его собранием живописи, восхищаясь “картинами настроений” созданными его дочерью, Р.Л. Берг. Вечерами длились беседы и дискуссии. Получив известие о кончине Л.С. Берга в 1950 г. два дня он не мог заниматься, писал тогда: “К чему я столь скурпулёзно корпел над своей работой. Кто её оценит? Кто поймёт? Кто же, действительно сможет всё это по-настоящему покритиковать. Ужасна смерть Л.С., он был последним из могикан, и мы так сразу потеряли ихтиологического лидера”.

В Ленинграде у Д.Н. Талиева было много добрых знакомых со времени учёбы в университете, по работе в Зоологическом институте, на Байкале – И.Я. Дегопик, Л.Ф. Форш, Т.Б. Форш. Встречи с друзьями и единомышленниками поддерживали духовно, окрыляли его (рис. 26–32).



Рис. 26. Владислав Николаевич Яснитский (1894–1945) – ботаник, исследователь Байкала, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники, первый декан биологического факультета Иркутского государственного университета.

Рис. 27. Николай Александрович Флоренсов (1909–1986) – советский геолог, доктор геолого-минералогических наук, профессор Иркутского госуниверситета, член-корреспондент Академии наук СССР. Основатель сибирской школы неотектоники и геоморфологии. В 1949–1953 гг. – директор Института геологии Восточно-Сибирского филиала АН СССР.

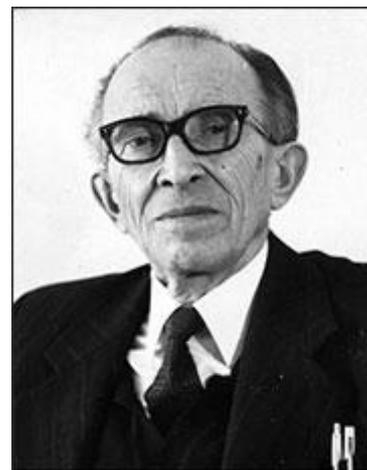


Рис. 28. Михаил Ананьевич Иванов (1906–1982) – ученый-генетик, кандидат биологических наук, профессор, декан биолого-почвенного факультета (1952–1960), заведующий кафедрой ботаники и генетики (1945–1972) Иркутского госуниверситета.

Рис. 29. Николай Павлович Ладейщиков (1908–1998) – учёный-байкаловед, климатолог и географ, обладатель обширнейших энциклопедических знаний, один из создателей Байкальского музея Иркутского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук, почётный член Русского географического общества, кандидат географических наук, доцент, заведующий кафедрой географии Иркутского педагогического института (1957–1969), организатор и заведующий лабораторией метеорологии и климата Лимнологического института СО АН СССР.





Рис. 30. Михаил Михайлович Кожов (1890–1968) – советский зоолог, гидробиолог, эколог и биогеограф, крупнейший знаток фауны озера Байкал. Доктор биологических наук, профессор, заведующий Кафедрой зоологии беспозвоночных и гидробиологии Иркутского государственного университета (1930–1968), директор Биолого-географического института при ИГУ (сейчас НИИ биологии "ИГУ") (1931–1962 гг.).

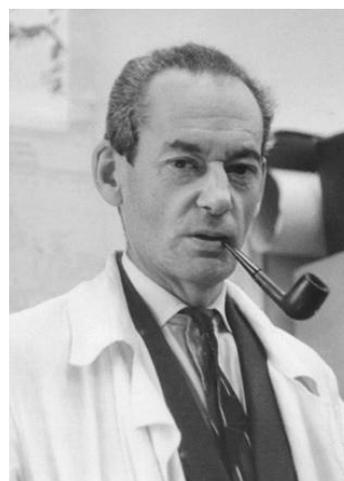


Рис. 31. Яков Авадьевич Бирштейн (1911–1970) – профессор кафедры зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Воспитанник Московского университета, прошедший путь от ассистента до заместителя заведующего кафедрой. Я.А. Бирштейн был крупным специалистом по морской, пресноводной и пещерной фаунам.



Рис. 32. Наталия Милюевна Аничкова (1896–1975) – филолог, краевед, библиограф, политзаключённая ГУЛАГа, тайная помощница А.И. Солженицына, свидетель «Архипелага ГУЛАГа», мемуаристка. С сентября 1941 г. по февраль 1943 г. Н.М. Аничкова в эвакуации была на Байкале и работала на Лимнологической станции у Г.Ю. Верещагина.

В Листвянке хорошие отношения складывались со многими сотрудниками станции, жителями посёлка – рыбаком и мастером П.Ф. Кожевниковым, с охотниками, инженерами, работниками флота. Нередко в семье Талиевых бывали гости. Многолюдные застолья он не любил, главное во встречах для него было общение, разговор.

Иногда излишняя восторженность и склонность к преувеличениям подводили его. Бывали разочарования в людях, которым он доверял.

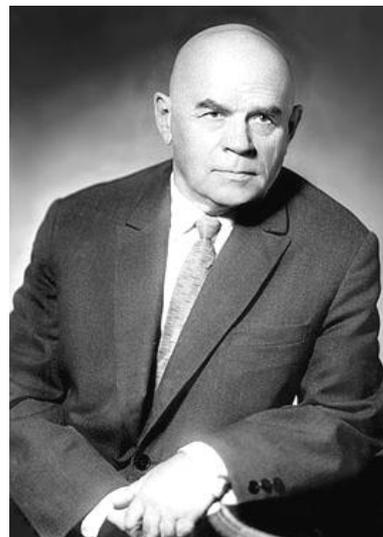
Но обиды, возмущения были не продолжительны, он быстро прощал и нередко вновь помогал раскаявшимся, уважая право человека на собственное мнение и линию поведения.

После смерти Г.Ю. Верещагина в феврале 1944 г. Дмитрий Николаевич неоднократно выполнявший обязанности заместителя директора и все знавший на станции, стал ее директором. Не будучи склонным к административным делам, он в том же 1944 г. подал просьбу об освобождении от должности, но получил отказ, аргументированный положением военного времени. Вместе с тем, его глубоко волновала дальнейшая судьба станции, направленность исследований.

Приступив, с присущей ему энергией, к новым обязанностям, Д.Н. старался сохранить главное направление научного поиска, выбранное Г.Ю. Верещагиным – происхождение байкальской фауны и флоры. Начались длительные командировки в Москву и Ленинград, где тогда решались почти все вопросы жизни БЛС – от содержания исследований, обеспечения кадрами, научным оборудованием до выделения лимитов на дрова, горючее, сено.

Отстаивание научной программы, нацеленной на изучение происхождения байкальской фауны, оказалось наиболее трудным, потребовало много времени, нервов и сил. На различных совещаниях и семинарах предложенная программа была поддержана биологической аудиторией, ведущими учёными – Е.Н. Павловским, В.И. Вернадским, В.Н. Сукачёвым, И.И. Шмальгаузенем, В.А. Догелем и др. С учётом интересов геологов, совместно с Н.М. Страховым (рис. 33) программа была дополнена исследованиями отложений и условий седиментации в Байкале. Однако, на заседании Отделения геолого-географических наук АН совместное их выступление не поддержали, поскольку была обоснована целесообразность перехода БЛС в Отделение биологических наук. О Решимости и стойкости отца С.Д. Талиев писал следующее: “Не дать превратить БЛС в базу для сезонных геологических экспедиций, а штатные единицы станции распределить в Москве”. Как сказали ему буквально: “... ну и напористый же Вы, Д.Н., но зря себя так мучаете, в АН этого не любят».

Рис. 33. Николай Михайлович Страхов (1900–1978) – советский геолог и геохимик, один из создателей современной литологии. Доктор геолого-минералогических наук, академик АН СССР.



Находясь подолгу в Москве и Ленинграде для решения проблем станции, Д.Н. писал: “Измотался, превратился в машину, хочу в Листвянку, в свой кабинет, к бычкам”.

Для собственных научных исследований в годы директорства оставалось мало времени, но он не прерывал их, выпустив 12 статей. Удалось принять на станцию новых сотрудников – М.Ю. Бекман, Г.И. Патрикееву, Е.А. Корякова, оказавшихся очень хорошими специалистами, верными Байкалу до конца дней (рис. 34). Е.А. Коряков стал бессменным помощником и вскоре начал проводить самостоятельные исследования. С коллегами Д.Н. Талиева связывали экспедиции и долгие зимы в Листвянке. Расширилось, прерванное войной, участие в работах БЛС учёных Ленинграда и Москвы. Много труда положено на обновление научного оборудования, приобретение автомобилей, благоустройство усадьбы БЛС, лабораторных и жилых домов. В первые послевоенные годы всё доставалось непросто, выручало содействие института Океанологии, И.Д. Папанина, местных властей, во многом благодаря коммуникабельности Д.Н. Талиева. Вместе с сотрудниками он ездил за саженцами для вновь огороженных палисадников на территории БЛС, подготавливал экспонаты, макеты для обновлённой экспозиции музея, переведённого в более просторное помещение, постоянно следил за внешним оформлением станции. Много из созданного служило десятилетия, стало неперенными атрибутами станции, Лимнологического института и Байкальского музея ИНЦ. Не всё задуманное удалось. Был подготовлен проект аквариумной лаборатории, выбрано место строительства, ожидался приезд инженера, но в последний момент в средствах отказали. Не было дано разрешения на подготовленную и укомплектованную людьми комплексную экспедицию к озеру Хубсугул, о которой мечтали биологи.



Рис. 34. Зав. лабораторией планктона и бентоса А.Я. Базикалова, научный сотрудник лаборатории М.Ю. Бекман, научный сотрудник лаборатории ихтиологии Е.А. Коряков.

Как писал Д.Н. Талиев в своей автобиографии 10.02.1945 г.: «Правительственных наград не имел, но неоднократно премировался за производственную работу на БЛС и в 1931 г. Дальневосточным краевым переселенческим управлением».

В 1947 г. пост директора БЛС согласился принять В.А. Толмачёв, опытный гидрохимик из Ленинграда, интеллигентный, добросовестный и тактичный человек (рис. 35). Они познакомились и нашли взаимопонимание. Д.Н. не стал баллотироваться на дальнейший срок, подал просьбу об отставке и переводе его в старшие научные сотрудники станции. «Разделался с администрированием и почувствовал себя вроде как в тысячу раз свободнее», писал он. С В.А. Толмачёвым, советовавшимся всегда в вопросах организации работ с сотрудниками, сложились добрые деловые отношения. Научная тематика станции расширилась, Д.Н. Талиев продолжил свои исследования и работал над монографией. Иногда приходилось представлять станцию по вопросам биологических исследований, рыбного промысла, принимать, в отсутствие В.А. Толмачева «высоких гостей».

Рис. 35. Дмитрий Николаевич Талиев и Василий Александрович Толмачёв. Фото из архива М.Ю. Бекман, М.К. и М.Н. Шимараевых.



Подготовка монографии по бычкам Байкала шла у Д.Н. Талиева трудно. Он много и напряженно работал, свет в его кабинете горел до полуночи, а в восемь утра он уже вставал. Сроки завершения книги приходилось неоднократно переносить, что очень его удручало. Описание одних видов удавалось сделать за несколько дней, для других требовался месяц и более. Чередовались периоды творческого подъёма и полного истощения, когда, как он писал, «хоть головой в Байкал». В последние годы чаще беспокоили болезни. О работе он писал: «я постараюсь донести в монографии Берговскую закваску в чистом виде, но помещённую в несколько иную среду, а именно, функционально-экологическую».

Чтобы снять усталость, ненадолго отвлечься, ходил по выходным в лес, колот дрова, разгребал снег. Нередки бывали коллективные выходы в

кино, общение, гости, чтение. Любил поэзию М.Ю. Лермонтова, А.С. Пушкина, Р. Бернса. Зачитывался писателями-натуралистами и путешественниками – В. Арсеньевым, И. Ефремовым, К. Паустовским, В.А. Обручевым, любил Л.Н. Толстого, А.П. Чехова, А. Бальзака, Э. Золя, Н.В. Гоголя. Как вспоминал сын Дмитрия Николаевича, что ему отец обычно присылал книги и открытки о природе, путешествиях, о родном Урале. Д.Н. Талиев любил и хорошо понимал пейзажную живопись, дружил с художником В.П. Томиловским, в его рабочем кабинете висели байкальские картины художника В.Ф. Ольховика (рис. 36, 37). Очень сожалел,



Рис. 36. Картины художника В.Ф. Ольховика «Море» и «Осень. Дорога на Байкал».



Рис. 37. Картина В.П. Томиловского «Рыбаки на Байкале», 1949 г.

что его жена А.Я. Базикалова оставила занятие рисованием – у неё были незаурядные способности, но она – выбрала науку. В небольшой степени эти склонности воплощались в живописи (рис. 38).



Рис. 38. Рисунки А.Я. Базикаловой (архив Байкальского музея ИНЦ).

С.Д. Талиев писал: «При всём этом он находил время для регулярной переписки, был в курсе моих школьных дел, помогал решать задачи или что-то мастерить, нередко выступал с популярными лекциями о Байкале в клубе, в школе Листвянки. Его не раз приглашали для чтения лекций, на работу в Ленинград, Киев – он отказывался, не желая прерывать исследования».

В начале 1952 г. Д.Н. Талиев закончил свою монографию «Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei)» и привёз её в Ленинград для перепечатки⁵. Д.Н. планировал представить её в качестве докторской диссертации.

Монография поражала современников своей обширностью и разноплановостью. В предисловии к монографии заведующий лабораторией ихтиологи Зоологического института АН СССР, д.б.н. А.Н. Световидов писал:

«Эта работа, ... не имеет себе равных по разносторонности, глубине исследования и кругу затрагиваемых вопросов». К сожалению, в мае 1952 г. Д.Н. тяжело заболел, безрезультатно лечился, поехал в Киев, где жил его отец, с надеждой вылечиться, к сожалению там и скончался в возрасте 44 лет. Его монографию издала в 1955 г. его жена, верный друг и коллега А.Я. Базикалова (рис. 39).

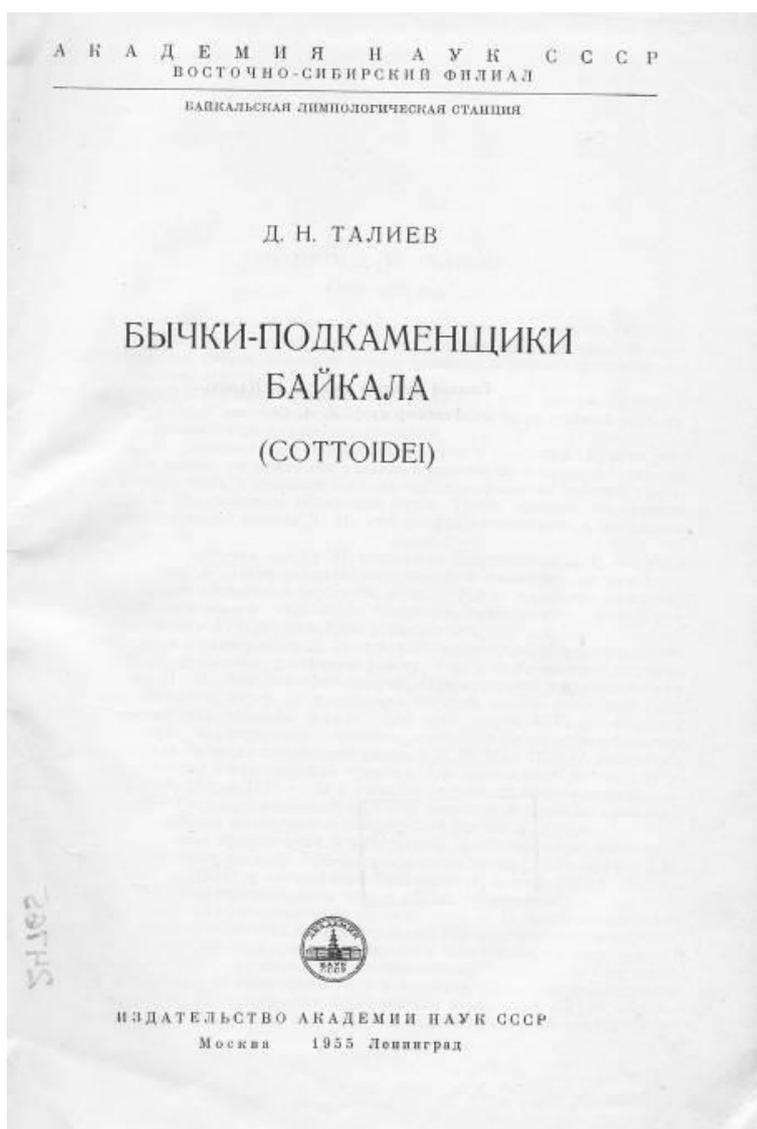
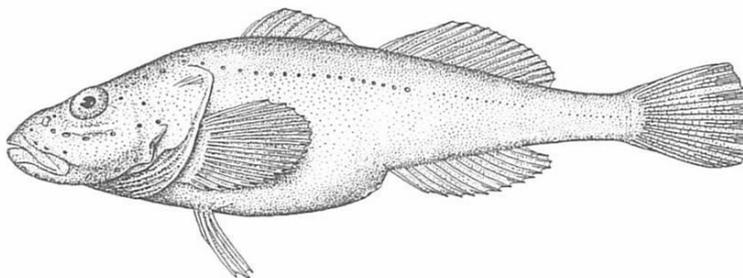


Рис. 39. Титульная страница монографии Д.Н. Талиева «Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei)» (1955).

⁵ «В это недолгое время мы были там одновременно. Часто ездили за город, ходили в музеи и театры. Впервые после войны он увидел разрушенный Петергоф. Великолепный парк, где они проходили студенческую практику, лежал в руинах. В этих местах отец всегда был печален», – писал сын ученого.

До настоящего времени результаты, изложенные в монографии, являются актуальными. В ней Д.Н. Талиев обобщил опубликованные им ранее результаты исследований, а также привел описания 12 новых таксонов рыб, из них 6 новых видов и 6 новых подвидов. А всего Д.Н. Талиев описал 20 форм коттоидных рыб: 10 видов и 10 подвидов (Талиев, 1955). В честь Д.Н. Талиева назван глубоководный эндемичный вид коттоидных рыб из оз. Байкал *Batrachocottus talievi* Sideleva, 1999 (рис. 40).

Рис. 40. Широколобка Талиева – *Batrachocottus talievi* Sideleva, 1999. Эндемик озера Байкал, обитает на глубинах от 300 до 1300 м., максимальные размеры 223 мм при массе тела 150 г, обычная длина 170 мм (Сиделева, 2002).



Многие научные направления, в которые внес свой вклад Д.Н., получили свое развитие на новом методическом уровне и продолжают развиваться сейчас. В настоящее время одним из главных направлений работы байкальских ихтиологов является изучение происхождения и формирования фауны коттоидных рыб оз. Байкал с использованием молекулярно-генетических методов. Данные, полученные Д.Н. Талиевым по биологии отдельных видов никто не смог превзойти до сих пор.

Д.Н. Талиев своей жизнью и научными результатами показал, как, не смотря на обстоятельства можно активно работать и сколько можно сделать даже за такую короткую жизнь, которая была отпущена Дмитрию Николаевичу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкала // Труды БЛС АН СССР. 1945. Т. 11. 440 с.
- Базикалова А.Я., Калининкова Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н. Материалы к познанию бычков Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. 1937. Т. 7. С. 109–212.
- Дыбовский Б.И. Автобиография // Пятидесятилетие ВСОРГО. Юбилейный сборник. Киев, 1901. С. 1–12.
- Мамин-Сибиряк Д.Н. От Урала до Москвы. Очерк // Русские ведомости. 1882.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 2. С. 144–214.
- Сиделева В.Г. Новый вид эндемичного для Байкала рода *Batrachocottus* (Cottidae) // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 32. Вып. 2. С. 149–154.
- Слепкова Н.В. Блокадная судьба зоологического собрания // Музейный фронт Великой Отечественной. 1941–1945. СПб.: Изд-во Гелиос, 2014. С. 498–505.
- Талиев Д.Н. К морфологии мозга скатов // Труды Лен. общ. Естествоиспытателей. 1928. Т. 58. Вып. 2. С. 145–165.
- Талиев Д.Н. К познанию трески Белого моря // Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та. 1931а. Т. 11. Вып. 2. С. 102–148.
- Талиев Д.Н. Горбуша и ее промысел. Владивосток: Огиз-далькрайотд., 1931б. 67 с.
- Талиев Д.Н. Новая форма лосося из р. *Oncorhynchus* // Доклады АН СССР. Сер. А. 1932. № 1. С. 346–351.
- Талиев Д.Н. Новые формы бычков из Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР, т. 6, 1935а. С. 59–68.
- Талиев Д.Н. К познанию реакции гемоагглютинации у рыб // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. 1935б. Т. 6. С. 87–98.
- Талиев Д.Н. Новые данные по биологии бычков из озера Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. 1935в. Т. 6. С. 69–74.
- Талиев Д.Н. Реакция преципитации в зоологии // Природа. 1936. № 12. С. 65–75.
- Талиев Д.Н. К изучению остеологии байкальских *Cottoidei* при помощи лучей Рентгена // Вестник рентгенологии и радиологии. 1938. Т. 20. С. 225–235.
- Талиев Д.Н. О промысловом использовании бычков оз. Байкал // В помощь предприятиям. Иркутск, 1942. № 3–4. С. 11–12.
- Талиев Д.Н. Освоим бычковый промысел на Байкале. Иркутск: ОГИЗ, 1944. 36 с.
- Талиев Д.Н. Новый род *Cottoidei* из оз. Байкала // Доклады АН СССР. 1946. Т. 54. № 1. С. 89–92.
- Талиев Д.Н. Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). М.-Л. Изд-во АН СССР, 1955. 602 с.
- Талиев С.Д. Воспоминания об отце // Современные проблемы систематики рыб. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1998. С. 7–8.
- Hollister G. Clearing and dyeing fish for bone study // Zoologica. 1934. V. 12. № 10. P. 89–101.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ Д.Н. ТАЛИЕВА

1925

1. *Талиев Д.Н.* Есть ли соболь в Свердловском округе // Уральский охотник, 1925, № 3. С. 37–38.
2. *Талиев Д.Н.* О причинах альбинизма у уральских оседлых птиц // Уральский охотник, 1925, № 5–6. С. 40–41.

1927

3. *Талиев Д.Н.* О причинах альбинизма у уральских оседлых птиц // Уральский охотник, 1927, № 3. С. 18–26.

1928

4. *Талиев Д.Н.* К морфологии мозга скатов // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей, 1928, т. 58, вып. 2. С. 145–165.

1931

5. *Талиев Д.Н.* Горбуша и ее промысел. Владивосток: Огиз-далькрайотд., 1931. 67 с.
6. *Талиев Д.Н.* К познанию трески Белого моря // Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та, 1931, т. 11, вып. 2. С. 102–148.
7. *Талиев Д.Н.* Оказать помощь экспедициям по колонизации // Красный маяк, Николаевск-на-Амуре, 1931, № 123 (978), 3 сентября.

1932

8. *Талиев Д.Н.* Новая форма лосося из р. *Oncorhynchus* // Докл. Акад. наук СССР, 1932, сер. А, № 14, С. 346–351.

1933

9. *Талиев Д.Н.* Байкал. Биолого-географический очерк. М. – Иркутск: ОГИЗ, 1933. – 64 с.

1934

10. *Талиев Д.Н., Базикалова А.Я.* Предварительные результаты сравнения фауны Байкала и Каспия при помощи реакции преципитации // Докл. Акад. наук СССР, сер. А, т. 2, № 8, 1934. С. 512–517.

1935

11. *Талиев Д.Н.* К познанию реакции гемоагглютинации у рыб // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, 1935, т. 6. С. 87–98.
12. *Талиев Д.Н.* Новые данные по биологии бычков из озера Байкала // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, т. 6, 1935. С. 69–74.
13. *Талиев Д.Н.* Новые формы бычков из Байкала // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, т. 6, 1935. С. 59–68.

1936

14. *Талиев Д.Н.* Задачи интенсификации рыбного хозяйства Байкала // Проблемы Бурят-Монгольской АССР, т. 2. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1936. С. 225–236.

15. *Талиев Д.Н.* Реакция преципитации в зоологии // Природа, 1936, № 12. С. 65–75.

1937

16. *Базикалова А.Я., Калининкова Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н.* Материалы к познанию бычков Байкала // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, 1937, т. 7. С. 109–212.

1938

17. *Талиев Д.Н.* К изучению остеологии байкальских *Cottoidei* при помощи лучей Рентгена. (Предварит. сообщ.) // Вестн. рентгенологии и радиологии, т. 20, 1938. С. 225–235.
18. *Талиев Д.Н.* Серологические реакции в новых областях зоологических дисциплин // Природа, 1938, № 7. С. 136–138.

1940

19. *Талиев Д.Н.* Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, т. 10, 1940. С. 241–355.

1941

20. *Талиев Д.Н.* Серологический анализ рас байкальского омуля [*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)] // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 6, вып. 4, 1941. С. 68–91.

1942

21. *Талиев Д.Н.* Внедрим в рыбную промышленность рамные сети // Восточно-Сибирская правда, Иркутск, 1942, № 185, 6 августа. С. 2.
22. *Талиев Д.Н.* К использованию рамных сетей в водоемах Восточной Сибири // В помощь предприятиям, Иркутск, 1942, № 1. С. 15–16.
23. *Верещагин Г.Ю., Талиев Д.Н.* Краткий рыбопромысловый календарь для Байкала. ОГИЗ, Иркутск, 1942. 31 с.
24. *Талиев Д.Н.* Налим и голомянка – сырьевые ресурсы для получения рыбьего жира // В помощь предприятиям, № 3-4, Иркутск, 1942. С. 9–10.
25. *Талиев Д.Н.* О промысловом использовании бычков оз. Байкал // В помощь предприятиям, Иркутск, № 3-4, 1942. С. 11–12.
26. *Талиев Д.Н.* Об использовании байкальского налима и голомянки для получения медицинского рыбьего жира // В помощь предприятиям, Иркутск, 1942, № 2. С. 14–16.
27. *Талиев Д.Н.* Основные задачи в освоении бычкового промысла на Байкале // В помощь предприятиям, Иркутск, 1942, № 2. С. 13–14.
28. *Талиев Д.Н.* Полностью используем рыбные ресурсы Байкала // Восточно-Сибирская правда, Иркутск, № 163, 1942, 11 августа. С. 2.
29. *Талиев Д.Н.* Способы постановки сетей при поисковых разведках (Приложение к брошюре Г.Ю. Верещагина «Указания по организации рыбопромысловой разведки»). ОГИЗ, Иркутск, 1942. С. 29–32.

1943

30. *Талиев Д.Н.* Бактерицидные свойства личинок мух // Докл. Акад. наук СССР, 1943, т. 39, № 4. С. 164–166.
31. *Талиев Д.Н.* Зимний способ лова соровой рыбы на мелких озерах // Красный байкалец, Козлов, 1943, № 59 (823), 20 ноября. С. 2.
32. *Талиев Д.Н.* Оснастим Ольхонский район рамными сетями // По заветам Ленина, Еланцы, 1943, № 19 (328), 13 марта. С. 2.
33. *Талиев Д.Н.* Оснастим рыбопромышленность республики уловистыми рамными сетями // Бурят-Монгольская правда, Улан-Удэ, 1943, № 134 (8004), 29 июля. С. 2.

1944

34. *Талиев Д.Н.* Байкальский желтокрылый бычок и его облов // Восточно-сибирская Правда. Иркутск, №30, 12 февраля 1944. С. 2.
35. *Талиев Д.Н.* Готовьтесь к отлову бычка. Ленинское знамя. Слюдянка, № 3 (808), 4 февраля, 1944. С. 2.
36. *Талиев Д.Н.* Освоим бычковый промысел на Байкале. Иркутск: ОГИЗ. 1944. 36 с.
37. *Талиев Д.Н.* Фартучная сеть // В помощь предприятиям. Иркутск, 1944, № 2–3. С. 4–5.

1945

38. *Талиев Д.Н.* Байкальские бычки и пути их рационального использования // Рефераты работ Акад. наук СССР за 1944 г., Отд. геол.-геогр. наук, 1945. С. 144.
39. *Талиев Д.Н.* Байкальский налим и рациональные способы его лова и использования. (При участии В.А. Егоровой) // Рефераты работ Акад. наук СССР за 1944 г., Отд. геол.-геогр. наук, 1945. С. 143–144.
40. *Обручев В.А., Талиев Д.Н.* Глеб Юрьевич Верещагин // Изв. Акад. наук СССР, серия геолог., 1945, № 1. С. 101–104.
41. *Талиев Д.Н.* Деятельность Байкальской лимнологической станции Академии Наук СССР и перспективы ее дальнейшей работы // Изв. Акад. наук СССР, сер. геолог., 1945, № 1. С. 79–87.
42. *Талиев Д.Н.* Экологические параллелизмы в строении байкальских Cottoidei // Рефераты работ Акад. наук СССР за 1944 г., Отд. геол.-геогр. наук, 1945. С. 143.

1946

43. *Талиев Д.Н.* Новый род Cottoidei из оз. Байкала // Докл. Акад. наук СССР, т. 54, №1, 1946. С. 89–92
44. *Базикалова А.Я., Бириштейн Я.А., Талиев Д.Н.* Осморегуляторные способности бокоплавов оз. Байкал // Докл. Акад. наук СССР, 1946, т. 53, № 4. С. 381–384.
45. *Базикалова А.Я., Бириштейн Я.А., Талиев Д.Н.* Осмотическое давление полостной жидкости бокоплавов озера Байкал // Докл. Акад. наук СССР, 1946, т. 53, № 3. С. 293–295.

46. *Талиев Д.Н.* Предки байкальских *Cottoidei* в Ципо-Ципиканских озерах (система р. Витима, бассейн Лены) // Докл. Акад. наук СССР, т. 52, № 8, 1946. С. 743–746.
47. *Талиев Д.Н.* Серологический анализ некоторых диких и одомашненных форм сазана (*Suiprinus carpio* L.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 8, в. 2, 1946. С. 43–88.

1947

48. *Талиев Д.Н.* Влияние хищников на дивергентную радиацию байкальских *Cottoidei* // Докл. Акад. наук СССР, т. 58, № 7, 1947. С. 1509–1512.
49. *Талиев Д.Н.* Наши итоги // Восточно-Сибирская правда, Иркутск, 1947, № 142, 22 июля. С. 3.
50. *Талиев Д.Н., Коряков Е.А.* Потребление кислорода байкальскими *Cottoidei* // Докл. Акад. наук СССР, т. 58, № 8, 1947. С. 1837–1840.
51. *Талиев Д.Н.* Роль Академии Наук Союза ССР в изучении Байкала. [Иркутск], ОГИЗ, Иркутское обл. изд-во, 1947. 15 с.

1948

52. *Талиев Д.Н., Коряков Е.А.* Верхние температурные пределы байкальских *Cottoidei* // Докл. Акад. наук СССР, т. 59, № 4, 1948. С. 755–758.
53. *Талиев Д.Н.* Глеб Юрьевич Верещагин (1889–1944) // Тр. Байкальск. лимнол. ст., т. 12, 1948. С. 5–19.
54. *Талиев Д.Н.* К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* // Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, т. 12, 1948. С. 107–158.
55. *Базикалова А.А., Талиев Д.Н.* О некоторых зависимостях дивергентной эволюции Amphipoda и *Cottoidei* в оз. Байкал // Докл. Акад. наук СССР, Новая серия, т. 59, № 3, 1948. С. 565–568.

1949

56. *Талиев Д.Н., Коряков Е.А.* Естественный удельный вес байкальских *Cottoidei* // Докл. Акад. наук СССР, т. 68, № 1, 1949. С. 169–172.
57. *Талиев Д.Н.* Желтокрылка – *Cottosomophorus grewingki* (Dyb.) // Промысловые рыбы СССР, М.: Пищепромиздат, 1949. С. 679–681.
58. *Талиев Д.Н.* Классификация байкальских *Cottoidei*. В дополнениях к книге: Л.С. Берг Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 3 изд-во 4-е. Определители по фауне СССР. М. – Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, № 30, 1949. С. 1329–1331.
59. *Талиев Д.Н.* Красная широколобка – *Procottus jeittelesi* (Dyb.) // Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 677–678.
60. *Талиев Д.Н.* Об «однополом» размножении у голомянки (Pisces, Somerphoridae) // Докл. Акад. наук СССР, т. 69, № 1, 1949. С. 105–108.
61. *Талиев Д.Н.* Освоим промысел байкальской голомянки. Иркутск: Изд-во Иркутского Госрыбтреста, 1949. 4 с.
62. *Талиев Д.Н.* Песчаная широколобка – *Cottus kessleri* (Dyb.) // Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 673–675.

1950

63. *Талиев Д.Н.* Проблема акклиматизации в Байкале новых пород рыб // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те, т. 11, в. 2, 1950. С. 15–28.
64. *Талиев Д.Н.* Пути увеличения рыбодобычи в Малом Море // Восточно-Сибирская правда, Боевой листок на путине. Иркутск, 1950, № 9, 13 июля.

1951

65. *Талиев Д.Н.* Амурский сом в озере Байкал // Природа, 1951, № 10. С. 65–67.
66. *Талиев Д.Н.* Карась в горячем источнике // Природа, 1952, № 5. С. 119–120.
67. *Талиев Д.Н.* О роли фетализации в эволюции эндемичной фауны // Докл. Акад. наук СССР, т. 78, № 3, 1951. С. 605–608.

1955

68. *Талиев Д.Н.* Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.-Л., Изд-во Акад. наук СССР, 1955. 604 с.

Д.И. ТАЛИЕВ

К ВОПРОСУ О ТЕМПАХ И ПРИЧИНАХ ДИВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ БАЙКАЛЬСКИХ СОТТОИДЕИ

Работы биогеографов, пытающихся объяснить происхождение байкальской эндемичной фауны и флоры, появились уже в половине прошлого столетия. С того времени число исследований этого вопроса чрезвычайно возросло, и цикл работ о происхождении байкальской эндемичной фауны и флоры в настоящее время занимает в байкальской библиографии значительное место и уже имеет свою историю.

Этот вопрос, особенно в работах последнего периода, поднят на весьма большую теоретическую высоту и по широте использования при разрешении его данных различных областей науки может явиться образцом комплексных биогеографических исследований. Однако все эти работы, с нашей точки зрения, страдают одним и тем же очень существенным недостатком – исключительной односторонностью поставленного в них вопроса. Эта односторонность, повторяем, нисколько не затрагивает методов исследований, но она заключается в той конечной цели, которую ставят перед собой исследователи, посвящающие этому вопросу свои работы.

В самом деле, если мы просмотрим все статьи, начиная с половины XIX в. и кончая последним периодом, то увидим, насколько эволюционировала творческая мысль при обосновании вопроса и, наоборот, осталась неизменной, застывшей целью, которая ставилась перед собой учеными различных поколений и теоретических школ, проводившими свои исследования в этой области. Цель эта – выяснение вопроса о морском или пресноводном происхождении байкальской эндемичной фауны и флоры.

Однако стремление разрешить вопрос о морском или пресноводном происхождении байкальского эндемичного органического мира без познания особенностей его эволюции (истории) уже в самом Байкале является даже тормозом для разрешения по существу и самого вопроса о происхождении этой фауны и флоры.

В самом деле, если одна из задач изучения истории байкальской фауны и флоры заключается в построении «родословных древ» отдельных групп этих животных и растений, то задача изучения происхождения этой фауны и флоры заключается в проецировании восстановленных древ на экраны времени и пространства. Разумеется, вопрос морского или пресноводного происхождения ни в какой мере не перекрывает обе названные задачи, а лишь является их частным случаем.

Из сказанного, мы полагаем, ясно, что окончательное решение задач о происхождении байкальской фауны и флоры возможно лишь после того, как будет изучена история этой фауны и флоры.

В задачи же истории, кроме упомянутых «родословных древ», должно войти выяснение причин эндемизма байкальских животных и растений, характера и темпов их дивергентной эволюции с учетом как биотических, так и абиотических факторов.

При разрешении всех этих задач должен быть использован весь опыт познания эволюции органического мира; кроме того, не следует ограничивать методы

исследования одной описательной фаунистикой, но самое широкое применение должны найти эколого-физиологические наблюдения и эксперименты. Это мы считаем необходимым подчеркнуть потому, что в работах биологов-байкаловедов в сущности еще нет попыток осмысливания эволюции эндемичной фауны и флоры Байкала с позиций дарвиновской теории. Кроме того, в методах изучения байкальской фауны и флоры почти совсем не применялись эксперимент и эколого-физиологические исследования. Все эти стороны изучения должны быть подняты на должную высоту, ибо Байкал – почти единственная в мире естественная лаборатория для изучения процессов видообразования и эволюции, природная лаборатория, которая может дать нам ключ к наиболее полному познанию этих процессов у водных животных и растений, могущая, наконец, помочь в выяснении вопроса о формировании пресноводной фауны Евразии вообще (93).

Кроме того, представители байкальской фауны и флоры, ввиду сохранения среди них большого количества переходных форм и присутствия в одном водоеме почти полного набора форм от низших таксономических единиц и до обособленных семейств, могут служить особенно удачными объектами для экспериментальных эколого-физиологических наблюдений, привлечение которых к разрешению вопросов эволюции в настоящее время не только необходимо, но и неизбежно.

Между тем среди байкаловедов-биогеографов вопрос морского или пресноводного происхождения был поднят на такую принципиальную высоту, что создавшиеся вокруг этого вопроса теории нацело вытеснили изучение самого своеобразного – эволюции фауны и флоры Байкала, являющегося совершенно исключительным на земном шаре по мощности очагом эндемичного формообразования. В доказательство наших слов достаточно сказать, что нам известны лишь три работы, в которых говорится об эволюции байкальской фауны с общебиологических позиций и вне зависимости от морского или пресноводного их происхождения. Это работы Шмальгаузена (78, 79) о темпах и факторах эволюции животного мира и сводка Гексли (99) по эволюции вообще, т. е. это работы ученых, даже не занимавшихся специально Байкалом.

Увлечение вопросом только происхождения эндемичной фауны и флоры Байкала было настолько сильно, что никто не попытался даже дать более точного определения байкальскому эндемизму; является ли он нео- или палеоэндемизмом. Когда в теоретических статьях говорится о происхождении эндемичной фауны и флоры Байкала из морских, солоноватоводных и пресных палеоводоемов Евразии, то имеется в виду лишь очень небольшое число видов, имеющих сходство с обитателями других водоемов или с ископаемыми формами; подавляющее же большинство специализированных байкальских эндемиков при этом во внимание не принимается.

В связи с этим в широких кругах биологов укоренилось мнение, что вообще чуть ли не все исключительное многообразие байкальского органического мира по своему происхождению можно относить в глубину веков; эта точка зрения излагается даже в учебниках (14, 24). Все это лишний раз указывает на совершенную необходимость переключения байкаловедов-биологов с вопросов происхождения фауны на вопросы ее истории, после чего более обоснованной может оказаться и трактовка вопросов происхождения.

Предлагаемая статья по существу является результатом изучения вертикального распределения Cottoidei в Байкале. Это распределение оказалось настолько своеобразным, что для выяснения его возникновения потребовалось привлечение данных, касающихся одновременно и вопросов о темпах и причинах дивергентной эволюции Cottoidei в Байкале. Результаты этих исследований излагаются ниже.

Одним из основных отличий фауны Байкала от фауны почти всех других континентальных водоемов является присутствие в ее составе ряда форм, свойственных исключительно глубинной зоне. Правда, абиссальные формы имеются не во всех группах байкальских животных; в некоторых (ручейники и т. д.) они совершенно отсутствуют, зато в других (бычки, гаммариды, олигохеты, планарии и инфузории) они богато представлены автохтонными подвидами, видами и даже родами.

Наличие в Байкале настоящей абиссальной фауны, которая в прочих континентальных водоемах или совсем отсутствует, или представлена лишь разновидностями или расами литоральных видов (92), дает основание сопоставлять вертикальное распределение байкальской фауны с батиметрической зональностью фауны не в континентальных водоемах, а в морях и ожидать, что в общих чертах основные закономерности распределения фауны в глубину будут аналогичны как в морях, так и в Байкале.

Что наиболее характерно для батиметрической зональности фауны в морских бассейнах? Еще со времен экспедиции Челленджера стало известно, что в морях и океанах число и общая масса организмов с глубиной быстро падает. Дальнейшими исследованиями (42, 94) эта закономерность батиметрического распределения морской фауны неоднократно подтверждалась. Такая особенность батиметрической зональности морской фауны объясняется в первую очередь тем, что глубинные зоны являются областью резкого ухудшения обстановки, на подавляющей площади переходящей в пессимум.

Наряду с этим, в связи с однородностью условий среды в глубоководных зонах, там очень медленен и темп видообразования, что опять-таки служит одной из причин монотонности глубоководной фауны (24). Кроме бедности глубоководной морской фауны по числу видов и количеству особей, характерна для нее и другая черта, а именно наличие большого количества древних примитивных форм. Они встречаются и в других областях моря, но в абиссали их относительно больше (94). Помимо перечисленных особенностей, у морских животных существует еще очень много специфических аналогий в связи с их батиметрической зональностью, как-то: измельчание форм с глубиной, уменьшение в глубинных зонах количества животных, питающихся детритом, и, наоборот, замена их хищниками, изменение окраски, редукция или увеличение глаз, появление нежных и разветвленных форм, светящихся органов и т. д. Однако на всех особенностях, присущих морским глубинным животным, мы не будем останавливаться более подробно, так как они не будут иметь решающего значения для доказательства или опровержения развиваемых в настоящем очерке положений.

В какой же мере особенности вертикального распределения эндемичных байкальских животных соответствуют закономерностям, наблюдаемым у морской фауны в смысле уменьшения количества видов и разновидностей с увеличением глубин? Выше уже отмечалось, что абиссальные формы встречаются далеко не во всех группах байкальской эндемичной фауны; рассмотрим поэтому

вертикальное распределение у байкальских амфипод, олигохет, планарий и инфузорий, среди которых имеются типично глубоководные автохтоны.

По новейшим данным Базикаловой (5), суммарное распределение 288 видов и разновидностей байкальских бокоплавов по батиметрическим зонам, предлагаемым ею для Байкала, получается в следующем виде:⁶ 1) литоральная зона (0–5 м) 49 видов и разновидностей, или 17.1% общего количества форм, 2) сублиторальная зона (5–70–150 м) 147 видов и разновидностей, или 49.8%, 3) переходная зона (70–150–300 м) < 41 вид и разновидность, или 14.4%, 4) глубинная или профундальная зона (300–500 м) 28 видов и разновидностей, или 10.0%, и, наконец, 5) абиссальная зона (глубже 500 м) 24 вида и разновидности, или 8.7%

Из 37 родов амфипод, зарегистрированных к настоящему времени из Байкала, 8 приурочены к абиссали, в меньшей степени они распространены в глубинной или профундальной зоне и еще реже встречаются в зоне переходной.

Среди обитающих в глубинной зоне гаммарид, как отмечает Базикалова (1. с.), большинство обладает всеми чертами, свойственными глубинной фауне; однако некоторые формы еще непосредственно связаны с мелководными видами и сохранили облик, свойственный формам, обитающим на малых глубинах. Автор высказывает предположение, что это – древние виды, ранее имевшие широкое распространение и на малых глубинах, но впоследствии на них вымершие и сохранившиеся только в глубинной и абиссальной зонах. Таким образом, по мнению Базикаловой, глубинные зоны Байкала служат в некоторой степени убежищем древних форм, имевших ранее более широкое распространение на всех глубинах. Что же касается остальных особенностей, свойственных глубинной фауне, то из них отмечается: удлинение конечностей, появление на них перистых волосков и кальцеол, преобладание окраски красноватых и желтоватых тонов, редукция или депигментация глаз, развитие у громадного большинства хищного способа питания, увеличение общих размеров тела и т. д.

Если мы попытаемся сопоставить особенности вертикального распределения байкальских гаммарид с особенностями распределения в глубину обитателей морей, то увидим, что в главнейших чертах они вполне сопоставимы и аналогичны. Правда, небезынтересно отметить, что, несмотря на существенное и постепенное уменьшение количества видов и разновидностей байкальских гаммарид с глубиной, все же их число в двух последних глубинных зонах Байкала относительно велико. Отметим также, что байкальские гаммариды довольно многочисленны в глубинных зонах, что отмечают Дорогостайский (28), Миклашевская (48) и Базикалова (5) на основании глубинных ловов этих рачков ловушками на приманку.

Три другие группы байкальских животных, среди которых известны абиссальные формы, к сожалению, еще не настолько изучены, чтобы можно было более или менее правильно судить об особенностях их вертикального распределения. О батиметрической зональности байкальских олигохет, на основании собственных наблюдений и данных Михаэльсена (104), говорит Дорогостайский (28). Приуроченность их отдельных видов и разновидностей к предлагаемым Дорогостайским четырем вертикальным зонам Байкала следующая: литоральная

⁶ Разбивка видов и разновидностей бокоплавов по батиметрическим зонам, а также подсчет процентов произведены на основании приводимых в монографии Базикаловой (1. с.) сведений о распространении по глубинам отдельных форм.

зона (0–5 м) – 5 форм, сублиторальная зона (5–50 м) – 22 формы, переходная зона (50–300 м) – 18 форм и, наконец, зона глубин (300–1800 м) – 9 форм. Из 78 описанных Коротневым (1912) *Triclada* 73 формы встречены на глубинах до 100 м, а из абиссальной зоны им обнаружено всего лишь 3 вида.

Дальнейшая, более подробная характеристика байкальских олигохет и планарий в батиметрическом отношении была бы сейчас преждевременной, так как проводящиеся в настоящее время исследования по олигохетам В.В. Изосимовым (in litt.) и планариям Н.А. Ливановым и З.И. Забусовой (in litt.) вносят много совершенно нового в познание этих групп.

Из приведенных же цифр, характеризующих распределение видов и разновидностей байкальских олигохет и планарий по глубинам, достаточно наглядно видно, что их количество в глубинных зонах, как и у гаммарид, уменьшается.

Наконец, из 187 свободно живущих видов инфузорий, по данным Н.С. Гавевской (1933), на глубины свыше 100 м проникает лишь 39 видов, глубже 500 м зарегистрировано 25 видов и, наконец, инфузорий, обитающих только на глубине более 500 м, насчитывается 8 видов.

Что же касается остальных групп свободно живущей байкальской эндемичной фауны, то они настоящих абиссальных видов еще не имеют, представлены в глубинных зонах в лучшем случае обособленными расами или морфами, нахождение их еще крайне малочисленно, а сведения о них скудны.

Из губок сравнительно недавно была описана особая глубоководная морфа *Baicalospongia intermedia in. profundalis* R e z v. из южной котловины Байкала, с глубины 889 м (60); наиболее низкая граница распространения обычной корковой формы *B. bacillifera* (Dyb.) в 533 м зарегистрирована также сравнительно недавно (60). Остальные же 7 форм байкальских губок едва достигают глубин в 50–100 м.

Фауна моллюсков, по данным Кожова (37), наиболее богато развита в Байкале до глубины в 15–20 м; за пределами глубин в 20–30 м она заметно беднеет, на глубинах свыше 100 м обеднение уже резко бросается в глаза и, наконец, на глубинах в 200–250 м моллюски встречаются уже редко, единичными экземплярами, принадлежащими к трем видам: *Benedictia fragilis*, *B. maxima* и *Valvata bathybia*. Однако по неопубликованным еще материалам Байкальской лимнологической станции *B. fragilis* была выловлена в южном Байкале на глубине в 1200 м, а в северной котловине озера экспедициями БЛС, как отмечает Базикалова (5), добывались моллюски почти повсеместно на глубинах 325–884 м.

При изучении планктона глубин Байкала Гарбером (23) было выяснено, что у обитающих в этом озере 40 форм *Rotatoria* на глубины до 500 м и несколько более проникает лишь *Triartha longiseta* Ehrnb. Остальные же формы коловраток, как правило, глубже 200 м встречаются только в редких пробах и единичными экземплярами.

Из *Soropoda* в глубинной зоне Байкала обитают *Epischura baicalensis* Sars., которая, по данным Гарбера (23), образует на глубине даже обособленную популяцию. Центром распространения мелководной популяции является горизонт 0–100 м, центром распространения глубинной – горизонт 300–500 м. Граница между ареалами проходит на глубине 200–250 м. Являются ли эти популяции самостоятельными биологическими расами, автор окончательно не решает.

Из пяти известных для Байкала видов *Isopoda* в глубинной зоне обитает лишь один вид *Asellus dybowskii* Sem.; обычно он встречается на глубине 200–

500 м, но известны случаи его поимки и на глубине около 1000 м; остальные четыре вида равноногих рачков распространены на глубинах до 100 м.

Исключительным фактом является находка Байкальской лимнологической станцией личинки ручейника из трибы *Arpataniinae* (*Archapatania* sp.) на глубине 240 м. Более обычны ловы единичных личинок двух видов ручейников – *Archapatania baicalensis* Mart. и *Baicalinella foliata* Mart. на глубинах около 50–60 м (И.М. Леванидова, in litt.); отметим также, что на глубинах в 250 м и выше встречаются своеобразные личинки хирономид, пока еще не определенные.

Наконец, из байкальских рыб, кроме *Cottoidei*, в некоторые периоды жизненного цикла довольно глубоко спускаются осетр *Acipenser baeri* Brandt (до 130–150 м), омуль *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) (до 200–300 м и больше), баргузинский сиг *Coregonus lavaretus pidschian natio bargusini* Krogus (до 120–150 м) и налим *Lota lota* L. (до 160–180 м).

Таков перечень групп байкальской фауны, представители которых в той или иной степени освоили глубинные зоны Байкала.

Если в группах байкальских эндемиков, уже имеющих типичных представителей абиссальной фауны (гаммариды, олигохеты, планарии и инфузории), количество видов с увеличением глубин уменьшается более или менее постепенно, то в последних группах, в которых нет абиссальных форм, количество видов, проникающих в глубины Байкала, по сравнению с количеством видов, обитающих в мелководье, несоизмеримо мало. Следовательно, все рассмотренные группы байкальских животных, представители которых в какой-то мере связаны с глубинными частями Байкала, по своей батиметрической зональности совершенно аналогичны морским животным в том отношении, что количество таксономических единиц как у тех, так и у других падает с увеличением глубины. Так обстоит дело с вертикальным распределением фауны беспозвоночных в Байкале.

Однако произведенный нами анализ батиметрического распределения байкальских *Cottoidei* вскрыл своеобразные особенности, не соответствующие выше рассмотренному типу вертикального распределения других групп байкальской эндемичной фауны (а следовательно, не укладывающиеся также и в рамки общеизвестных объяснений формирования глубоководной морской фауны), но вместе с тем, как нам кажется, проливающие свет на причины и темпы дивергентной эволюции бычков в Байкале.

Переходя к описанию вертикального распределения байкальских бычков, мы должны отметить сразу, что в задачу настоящей статьи не входит полная характеристика их батиметрической зональности на основании всех имеющихся у нас по этому вопросу материалов. Мы не будем вдаваться во все подробности вертикального распределения отдельных видов и разновидностей бычков по районам, а осветим вопрос лишь в той мере, в какой это необходимо для решения интересующей нас задачи.

Предварительно остановимся на принимаемом нами вертикальном делении Байкала. Попытки деления Байкала на глубинные зоны в соответствии с распределением его фауны и факторов среды делались неоднократно (5, 17, 28, 34, 37, 63). Принятое нами вертикальное деление, наиболее отвечающее естественному распределению по глубинам байкальских бычков, ближе всего к делению, установленному Базикаловой (5) на основании распределения самой многочисленной группы байкальской фауны – гаммарид и учета факторов среды и динамики вод-

ных масс, в соответствии с чем проведено деление Байкала на глубинные зоны, произведенное Верещагиным (17). Принятые нами зоны условно названы: от 0 до 5 м – литоральной зоной, от 5 до 100 м – сублиторальной, от 100 до 300 м – профундальной, от 300 до 500 м – псевдоабиссальной (по терминологии К.М. Дерюгина) и ниже 500 м – абиссальной.

При рассмотрении особенностей распределения байкальских бычков по глубинам мы основываемся главным образом на материалах, собранных в 1925–1946 гг. в различных районах озера Байкальской экспедицией и Байкальской лимнологической станцией.

Как видно из табл. 1, из 31 вида и разновидностей бычков, обнаруженных к настоящему моменту, в литоральной зоне встречается всего 6 форм; из них коренные обитатели этой зоны 4 формы: *Cottus insularis* nov. sp., *C. kneri*, *C. kessleri* и *Cottocomephorus grewingki*. Первая форма, имеющая очень ограниченный ареал (Ушканьи острова), очевидно, проводит в литоральной зоне весь свой жизненный цикл; вторая (*C. kneri*) зачастую может быть встречена в сублиторали, а изредка даже и в верхних горизонтах профундали, но в максимальных количествах она обитает в течение круглого года в зоне литорали. Что же касается *C. kessleri*, то этот бычок, начинающий осваивать область пелагиали (64), в максимальных количествах в литоральной зоне встречается лишь в период размножения, в остальное же время года он не менее многочислен в сублиторали и встречается в профундали. На глубинах, относящихся к зонам псевдоабиссали или даже абиссали, *C. kessleri*, как это отмечалось в литературе (11), нами ни разу не был зарегистрирован.

Табл. 1. Вертикальное распределение Cottoidei в Байкале

Название форм	Глубины, м				
	0–5	5–100	100–300	300–500	Свыше 500
<i>Сем. Cottidae</i>					
Род <i>Cottus</i> Linné					
<i>C. kneri</i> Dyb.	+++	++	+-	-	-
<i>C. kessleri</i> Dyb.	+++	+++	+	-	-
<i>C. insularis</i> nov. sp. (Tal. in man.)	++	-	-	-	-
<i>Сем. Cottocomephoridae</i>					
Род <i>Limnocottus</i> Berg					
<i>L. godlewskii</i> (Dyb.)	-	+-	++	+++	++
<i>L. godlewskii griseus</i> nov. subsp. (Tal. in man.)	-	-	+-	+++	+-
<i>L. bergianus</i> Tal.	-	-	++	++	+++
<i>L. megalops</i> (Gratz.)	-	+-	+++	++	-
<i>L. megalops elegans</i> nov. subsp. (Tal. in man.)	-	-	++	+++	-
<i>L. pallidus</i> nov. sp. (Tal. in man.)	-	+	+++	+	-
Род <i>Asprocottus</i> Berg					
<i>A. herzensteini</i> Berg	-	+	++	+++	++
<i>A. herzensteini abyssalis</i> nov. subsp. (Tal. in man.)	-	-	-	-	+++

A. herzensteini v. brevis nov. var. (Tal. in man.)	–	+ –	+++	++	+
A. intermedius nov. sp. (Tal. in man.)	–	+ –	+++	++	–
Род Abyssocottus Berg					
A. korotneffi Berg	–	(+ –)	+ –	+++	++
A. gibbosus Berg	–	–	(+ –)	++	+++
A. verestschagini Tal.	–	–	–	–	+++
Род Cottinella Berg					
C. boulengeri (Berg)	–	(+ –)	–	–	+++
C. pulchra nov. sp. (Tal. in man.)	–	+ –	++	+	–
Род Batrachocottus Berg					
B. nikolskii (Berg)	–	–	+ –	+++	++
B. multiradiatus Berg	–	+ –	++	+++	+++
B. baicalensis (Dyb.)	++	+++	–	–	–
B. baicalensis pachytus nov. subsp. (Tal. in man.)	–	–	++	–	–
B. ushkani nov. sp. (Tal. in man.)	–	++	+++	–	–
Род Procottus Gratzianov					
P. jeitteleesi (Dyb.)	+	+++	++	+	+ –
P. jeitteleesi minor nov. subsp. (Tal. in man.)	–	(+ –)	+++	++	–
P. jeitteleesi major nov. subsp. (Tal. in man.)	–	(+ –)	++	+++	+
P. jeitteleesi profundalis nov. subsp. (Tal. in man.)	–	(+)	+	++	+++
Род Metacottus Taliev					
M. gurwičii Tal	–	+ –	?	–	–
Род Cottocomephorus Pellegrin					
C. grewingki (Dyb.)	+++	++	++	+	–
C. grewingki v. alexandrae Tal.	–	+++	+++	++	–
C. comephoroides (Berg)	–	+++	+++	++	+

Условные обозначения

+ рыба редка.

+ – рыба очень редка.

++ рыба обычна.

+++ рыба многочисленна.

? рыба по всем вероятностям встречается, но пока не обнаружена.

() местонахождение рыбы строго ограничено и приурочено к району со специфическими условиями.

Наконец, последний представитель литоральной зоны – *Cottocomephorus grewingki*, уже освоивший пелагиаль, в литорали наблюдается лишь в период размножения; в остальное время он распространен равномерно в зонах сублиторали и профундали и зачастую обнаруживается даже в псевдоабиссали. Но так как основные периоды жизни (нерест, развитие) *C. grewingki* проводит в литоральной зоне, мы считаем возможным относить и его к этой зоне.

К сублиторальной зоне нужно отнести пять форм: *Batrachocottus baicalensis*, *Metacottus gurwičii*, *Procottus jeittelesi*, *Cottocomephorus grewingki* var. *alexandrae* и *C. comephoroides*. Из перечисленных форм *B. baicalensis* наиболее типичен для сублиторали; представителя монотипического рода – *Metacottus* (известного лишь в одном экземпляре) к этой зоне приходится отнести лишь условно; весьма вероятно, что его придется отнести к зоне профундали, так как известный в настоящее время экземпляр *M. gurwičii* уловлен в самых нижних горизонтах сублиторали. *P. jeittelesi* достаточно многочислен и в зоне профундали, однако нерест его происходит лишь в сублиторали.

Пелагические формы *C. grewingki* var. *alexandrae* и *C. comephoroides* опять-таки в значительных количествах ловятся в зонах профундали, псевдоабиссали и даже изредка в абиссальной зоне (*C. comephoroides*), однако их размножение приурочено к сублиторали. К зоне профундали должно быть отнесено наибольшее количество форм: *Limnocottus megalops*, *L. pallidus* nov. sp., *Batrachocottus uschkanii* nov. sp., *Cottinella pulchra* nov. sp., *Procottus jeillelesi minor* nov. subsp., *Batrachocottus baicalensis pachytus* nov. subsp., *Asprocottus intermedius* nov. sp. и *Asprocottus herzensteini* var. *brevis* nov. var.

Профундальные формы в литоральной зоне не наблюдаются, в сублиторальной они также относительно немногочисленны, но значительно больше они тяготеют к псевдоабиссали и заходят в абиссаль. Фауна *Cottoidei* псевдоабиссали также достаточно богата, здесь насчитывается семь форм: *Limnocottus godlewskii*, *L. godlewskii griseus* nov. subsp., *L. megalops elegans* nov. subsp., *Asprocottus herzensteini*, *Batrachocottus nikolskii*, *Procottus jeittelesi major* nov. subsp. и *Abyssocottus korotneffi*. Бычки этой зоны в литорали совершенно не попадаются, в сублиторальной зоне они крайне немногочисленны, несколько больше они распространены в области профундали, а также в абиссали.

Весьма вероятно, что в зимнее время бычки из псевдоабиссальной зоны мигрируют в верхние горизонты и тогда их можно в больших количествах встретить в области профундали (8). Для абиссали характерны: *Limnocottus bergianus*, *Asprocottus herzensteini abyssalis* nov. subsp., *Abyssocottus gibbosus*, *A. werestschagini*, *Cottinella bouleengeri*, *Batrachocottus multiradiatus* и *Procottus jeitteiesi profundalis* nov. subsp.

Из бычков, приуроченных к абиссальной зоне, лишь *B. multiradiatus* и в меньшей степени *L. bergianus* изредка встречаются в верхних зонах, остальные же абиссальные формы четко локализируются в абиссали и заходят лишь в псевдоабиссаль.

Единичные находения абиссальных форм *A. gibbosus*, *C. bouleengeri*, *P. jeitteiesi profundalis* nov. subsp. и псевдоабиссальных *A. korotneffi* и *P. jeitteiesi major* nov. subsp. в зонах сублиторали и профундали (заключенные на табл. 1 в скобки) приурочены исключительно к районам селенгинского мелководья и Ушканьим островам. Очевидно, в этих районах создаются условия для выхода глубинных вод близко к поверхности, что в свою очередь влечет смещение зональности в распределении не только бычков, но и других групп байкальских животных. Так, Базикалова (5) отмечает выход ряда форм глубоководных амфипод на малые глубины в районе селенгинского мелководья. Такое смещение зональности неоднократно наблюдалось и в морях. Гурьянова (27) отмечает резкую батиметрическую аномалию для глубинных форм у Командорских островов, которые острым пиком поднимаются с больших глубин; Андрияшев (3)

сообщает о выходе на небольшие глубины типичных батимальных и абиссальных рыб у о. Беринга. Подобное явление наблюдал и Ушаков (71) в Охотском море, где у берегов Южной Камчатки на сравнительно небольшие глубины выходят некоторые глубоководные виды.

Рассмотрев в общих чертах характер вертикального распространения байкальских *Cottoidei*, мы видим, что в качественном отношении и по частоте встречаемости отдельных форм по глубинам (но не в абсолютных количественных соотношениях) большие глубины Байкала (профундаль, псевдоабиссаль и абиссаль) населены бычками значительно богаче, нежели малые глубины (литораль и сублитораль). Это особенно наглядно можно видеть на фиг. 1, где мы графически попытались выразить закономерности распределения намеченных нами зональных групп байкальских бычков по глубинам. Как видно, наибольшая частота встречаемости отдельных форм бычков наблюдается на глубине, начиная от 200 м. Правда, на глубинах в 400 м и больше она несколько падает, но все же на больших глубинах частота встречаемости отдельных форм несравненно более высокая, нежели на глубинах до 200 м.

Эта особенность их вертикального распределения совершенно не соответствует той картине, которую мы наблюдали в вертикальном распределении всех других групп байкальской эндемичной фауны. Так, наибольшее количество форм бычков наблюдается на глубинах между 100–300 м, затем в нисходящем порядке следуют зоны 300–500 м, свыше 500 м, 5–100 м и, наконец, 0–5 м; бокоплавцы же в наибольшем количестве встречаются на глубинах между 5–70–150 м, далее следует зона 0–5 м, а уже затем три устанавливаемые Базикаловой глубинные зоны: 70–150–300 м, 300–500 м и глубже 500 м.

Все остальные группы байкальских эндемиков, как мы могли выше видеть, по характеру вертикального распределения довольно близко примыкают к гаммаридам.

Следовательно, картина батиметрической зональности байкальских *Cottoidei* мало соответствует также и характеру вертикального распределения большинства групп морской фауны.

Однако не являются ли особенности вертикального распределения байкальских бычков присущими таким молодым группам рыб, как *Acanthopterygii* вообще и *Cottoidei* в частности. Сопоставим батиметрический профиль байкальских *Cottoidei* хотя бы с вертикальным распределением *Cottidae* в Беринговом море, детально изученным Андрияшевым (3). По этому поводу он пишет следующее (с. 27):

«1. Все виды сем. *Cottidae* естественно распадаются по крайней мере на четыре группы,⁷ причем наиболее резко выражены первые три.

2. Наибольшее количество видов (около 80 %) относится к прибрежным и сублиторальным видам, значительно меньшее число – к полуглубоководным, и, наконец, глубже 300 м встречается лишь пять видов, т. е. около 8 % всей фауны *Cottidae* Берингова моря.

3. Наименьшую батиметрическую амплитуду дают прибрежные виды (до 40–50 м), значительно большую – сублиторальные виды (до 130–140 м), еще

⁷ Автор различает следующие группы: прибрежные виды, сублиторальные, полуглубоководные и глубоководные, причем в последней группе он различает еще две подгруппы: батимальные и абиссальные виды.

больше она у полуглубоководных видов (до 200 м); наиболее эврибатные из глубоководных видов дают разность максимальных и минимальных глубин до 500–600 м и более».

Приведенной выше батиметрической характеристики берингоморских бычков, мы полагаем, достаточно для того, чтобы видеть, что морские представители группы *Cottoidei*, многочисленные в Беринговом море, где их обитает 65 видов, не составляют в этом отношении исключения, а их распределение в глубину в общих чертах соответствует батиметрической зональности всей остальной фауны морей.

Следовательно, особенности вертикального распределения байкальских *Cottoidei* не являются характерными, а, наоборот, составляют исключение как для представителей этой группы рыб, так и для других групп байкальской фауны.

Прежде чем переходить к выяснению причин, вызвавших столь своеобразный характер вертикального распределения бычков в Байкале, попытаемся хотя бы приблизительно уяснить себе, когда эта батиметрическая зональность у них могла выработаться. Этот вопрос в первую очередь упирается в оценку возраста глубоководной фауны бычков или, точнее, в необходимость выяснения того, являются ли глубоководные виды байкальских бычков формами наиболее древними и стабильными, или они и сейчас, еще не закончили своего формирования.

В литературе вопрос о формировании байкальской глубоководной фауны подвергался еще слабому обсуждению. Однако все же существует несколько точек зрения. Верещагин (19) по этому поводу пишет следующее (с. 12): «...и в Байкале фауна, обитающая глубже 500 м, состоит на 100 % из древних эндемичных форм, тогда как фауна менее глубоких слоев состоит из смеси древних эндемичных элементов с более молодыми элементами».

Противоположной точки зрения придерживался Дорогостайский (28), полагавший, что фауна Байкала в целом вовсе не отличается той глубокой древностью, какую ей приписывает ряд исследователей, а, наоборот, она формируется и в настоящее время. Глубинные же формы он рассматривал как позднейшее производное мелководных видов. Промежуточной точки зрения, как мы уже могли убедиться, придерживается в отношении глубинной фауны гаммарид Базикалова (5). Она считает, что глубоководные зоны Байкала в большей мере, чем менее глубокие слои этого озера, являются убежищем древней фауны, но тем не менее основной фон глубинной фауны байкальских амфипод составляют молодые формы, развившиеся уже по окончании формирования больших глубин Байкала. Этими тремя точками зрения в сущности ограничиваются мнения исследователей по поводу происхождения глубоководной фауны Байкала.

Что же касается глубоководной фауны бычков, то в отношении ее формирования в литературе специальных высказываний нет, но Л.С. Берг считает, что большинство глубоководных форм является осколками древней, некогда более пышно развитой фауны *Gottoidei*. Предположение о том, что глубинная фауна Байкала состоит главным образом из древних форм, нам кажется совершенно неверным, особенно для байкальских бычков.

Еще несколько лет тому назад на основании результатов серологических и морфологических исследований нами (65) высказывалось предположение, что

все относительное многообразие байкальских *Gottoidei* может быть сведено к очень немногим исходным формам, и назывались современные виды, которые должны были быть наиболее близкими к этим исходным формам. Нами указывалось, что современные байкальские *Gottoidei* произошли из трех, возможно, разновременных вселенцев в древний Байкал; роды *Abyssocottus*, *Asprocottus*, *Limnocottus*, *Gottinella*, а также, возможно, и сем. *Comephoridae* ведут свое начало от одних предков, к которым виды *Limnocottus megalops* и *Asprocottus herzensteini*, повидимому, наиболее близки; во вторую генетически однородную группу нами включались роды *Batrachocottus*, *Procottus* и *Cottocomephorus*, причем наиболее примитивными видами в этой второй группе мы считали *Batrachocottus baicalensis* и *Procottus jettelesi*; наконец, в третью группу включался лишь род *Gottus* и наиболее древней формой признавался *Gottus kneri*.

Позднее, на основании результатов анатомо-рентгенологического изучения байкальских *Cottoidei*, правильность подобного деления нами еще раз была подтверждена (64)⁸, и к числу наиболее примитивных форм, близких к исходным, дополнительно к выше названным еще отнесены: к первой группе – *Cottinella pulchra* nov. sp., *Asprocoftus intermedius* nov. sp. и *Limnocottus megalops elegans* nov. subsp. и ко второй группе – *Batrachocottus multiradiatus*.

Таким образом, разделение всего многообразия байкальских *Cottoidei* на три генетически различные группы и установление среди этих групп наиболее примитивных форм нами было произведено на основании исследований двумя совершенно различными методами; совпадение результатов явилось надежным контролем.

Последним подтверждением наших выводов были новые находки бычков в Ципо-Ципиканских озерах [система р. Витима, бассейн Лены (66)] и в Байкале (67).

В Ципо-Ципиканских озерах (оз. Баунт) были обнаружены новый вид рода *Limnocottus* – *L. kozovi*, а затем *Cottus kessleri bauntovi* и *C. kneri*. *L. kozovi* является весьма своеобразной формой, с одной стороны, близкой к *L. megalops*, с другой – к роду *Asprocottus*; *C. kessleri bauntovi* является промежуточной формой между типичным *C. kessleri* и *C. kneri* и, наконец, *C. kneri* из Ципо-Ципиканских озер очень мало отличается от типичного *C. kneri*. Эти бычки [так же как и обнаруженная там байкальская полихета *Manajunkia baicalensis* Nussb. (38)] могли попасть в систему р. Витима лишь в то время, когда древний Байкал простирался через Баргузинскую депрессию до Ципо-Ципиканской котловины; таким образом, они уже сравнительно давно разобщены со своими байкальскими сородичами и должны нести в большей мере, чем байкальские *Cottoidei*, черты древних предков. И действительно, *Limnocottus kozovi* ближе именно к тем байкальским видам, которые мы еще ранее считали наиболее примитивными в первой группе; *C. kessleri bauntovi* оказался значительно ближе к *C. kneri* и, наконец, баунтовский *C. kneri* уже несет все типичные черты этого вида. Что же касается недавно открытого из Байкала *Metacottus gurwicii*, то он оказался генетически принадлежащим к группе *Batrachocottus*, *Procottus* и *Cottocomephorus*. Это, безусловно, очень древняя придонно-пелагическая фор-

⁸ Эта работа, выполненная позже, была опубликована раньше предыдущей, печатание которой задержалось.

ма, несущая все промежуточные черты между родами *Procottus* и *Cottocomerphorus*.

Таким образом, открытие этих новых форм *Cottoidei* явилось надежным подтверждением правильности наших прежних заключений о наиболее древних формах из байкальских *Cottoidei*.

Возвращаясь к интересующему нас вопросу, посмотрим, в каких же батиметрических зонах Байкала наиболее распространены эти древние формы. В сублиторальной зоне имеют максимальное распространение три вида: *Batrachocottus baicalensis*, *Procottus jettelesi* и *Metacottus gurwičii*; в зоне профундали – также три древних вида: *Limnocottus megalops*, *Asprocottus intermedius* и *Cottinella pulchra*; в псевдоабиссальной зоне три формы: *A. herzensteini*, *L. megalops elegans* и *B. multiradiatus*. Что же касается *C. kneri*, который в основном приурочен к литорали, то его в данный момент не приходится принимать во внимание, так как эта генетическая ветвь *Cottoidei*, безусловно, является несравненно более поздним иммигрантом в древний Байкал (65, 66). Из приведенного выше обзора распределения наиболее древних видов байкальских бычков по батиметрическим зонам мы видим, что они равномерно распределены в трех средних зонах и отсутствуют в зонах литорали и абиссали.

Таким образом, во всяком случае для *Cottoidei* считать глубинные зоны Байкала убежищем древних форм нет никаких оснований. Это заключение в свою очередь исключает возможность допущения того, что обилие глубинных форм у байкальских *Cottoidei* могло сложиться более или менее одновременно в начале четвертичного времени под влиянием похолодания, вызванного спускавшимися на севере Байкала ледниками, влиянием которых Базикалова (5) объясняет заселение глубинной зоны древними формами гаммарид.

Точно так же это заключение, как нам кажется, исключает для *Cottoidei* и второй путь заселения глубинной зоны, высказанный Базикаловой (5) для гаммарид. Этот путь предусматривает появление у байкальской фауны черт глубоководности еще до окончательного образования в Байкале больших глубин, которые относятся к концу третичного или началу четвертичного времени (54–57, 70). Когда оформились уже большие глубины, по мнению Базикаловой (5), достаточно было небольших изменений, чтобы древняя фауна, переходившая на все большие глубины по мере их образования, приобрела современный глубинный облик. Естественно, что в этом случае мы наблюдали бы среди глубинной фауны *Cottoidei* наибольшее количество их древних форм. Однако этого не наблюдается; таким образом, формирование глубинной фауны *Cottoidei* в Байкале этим путем мы считаем невозможным. Кроме того, этот путь формирования глубинного населения Байкала вообще нам кажется невозможным для фауны в целом. Как известно, фактические доказательства относительной древности байкальской эндемичной фауны в виде ее палеонтологических остатков из третичных отложений существуют лишь для губок и моллюсков (18, 20, 44, 58).

Как видно из изложенного, представители обеих этих групп могут обитать в абиссальной зоне Байкала, но, с другой стороны, они и в настоящее время пышно развиты в более мелководных районах. Спрашивается, почему же они в то время, еще до окончательного сформирования больших глубин в Байкале, не оказались среди той фауны, которая постепенно приспосабливалась к глубоководности, и теперь, подобно гаммаридам, не имеют абиссальных форм?

Кроме того, как сообщает Колесников (41), изучавший закономерности развития замкнутых водоемов на примере ископаемых бассейнов Понто-Каспийской области, в эпохи усиления движения земной коры водные бассейны регрессировали, и фауна, не выдерживая сильных изменений условий обитания, вымирала частично или даже полностью. И, наоборот, в более спокойные эпохи, следующие за периодами усиления движения земной коры, фауна замкнутых бассейнов начинала сильно варьировать и почти каждый вид превращался в группу форм. Период образования максимальных глубин в Байкале сопровождался усилением движения земной коры в Прибайкалье (54–57); режим древнего Байкала в то время, безусловно, очень резко менялся, и мало вероятно, чтобы уже в какой-то мере сформировавшийся, несущий черты относительной глубоководности, биом фауны мог пережить это время; в лучшем случае за этот период могли сохраниться лишь одиночные формы. Наконец, не надо забывать и того, что богатое развитие фауны в глубоководных зонах, характеризующихся сильно ухудшенными условиями существования вообще, возможно лишь после того, как в толще воды развилась достаточно богатая планктонная жизнь, за счет которой в конце концов и существует фауна глубоководная (24).

Однако мало вероятно, чтобы планктонные формы, особенно чувствительные к изменяющимся условиям обитания, сразу же после формирования глубинных впадин Байкала могли настолько богато развиваться в количественном отношении, чтобы послужить сразу же кормовой базой для целого биома фауны.

Для обеспечения же существования в глубинных зонах *Cottoidei*, питающихся там главным образом гаммаридами, кроме того, нужно было еще развитие богатой фауны представителей последней группы. Поэтому все сказанное убеждает нас, особенно в отношении фауны бычков, что за период формирования больших глубин Байкала в этих областях не могла сохраниться сколь-нибудь сформировавшаяся фауна. Не была, по всем вероятностям, «насильственно загнана» основная фауна *Cottoidei* на большие глубины и в период ледников на Байкале. Таким образом, приходится допускать, что глубоководная фауна *Cottoidei* усиленно формировалась уже после образования больших глубин на Байкале, т. е. в четвертичное время, и не путем массового перехода сформировавшейся фауны в более глубоководные зоны под влиянием эпизодически действовавших абиотических факторов, а, очевидно, более или менее равномерно, после того как глубинные зоны стали достаточно продуктивными для их существования.

Безусловно, против этого заключения будут выдвинуты возражения о недостаточности сроков для становления отдельных глубоководных подвидов, видов и даже родов, которые мы наблюдали в Байкале. Однако так ли это? Как известно, отряд *Acanthopterygii* по количеству входящих в него форм самый крупный из всей группы костистых рыб, к нему относится много тысяч видов; между тем колючекрылые известны лишь из самого верхнего мела (12). Что же касается *Cottoidei*, то из них наиболее примитивное сем. *Scorpaenidae*, явившееся, по-видимому, родоначальником остальных *Cottoidei* (86, 96), известно из палеоцена. Возраст же *Cottoidei* и примыкающих к ним семейств (по Л. С. Бергу – семейства, объединяющиеся в надсемейство *Cottoidae*) не ясен. Из олигоцена и миоцена описан ряд небольших рыбок, объединенных в род *Lepidocottus*

Sauvage, позднее из нижнего эоцена стал известен род *Eocottus* Woodward. Указанные роды являются единственными из известных ископаемых рыб более ранних эпох третичного периода, которых можно было бы считать родственными *Cottoidei*. Однако, по мнению Ригена (106), эти роды относятся даже не к *Cottoidei*, а к *Gobioidei*. Судя по имеющемуся по этому поводу замечанию Берга (12), он это мнение Ригена разделяет.

Не вызывающие же сомнений *Cottoidei* известны лишь из более поздних отложений. Так, например, Коп (90) указывает на нахождение четырех видов *Cottus* из верхнетретичных отложений Idaho и Oregon; Даусон (91) говорит об *Artediellus uncinatus* из плейстоценовых глин Канады. Имеются указания (102) на нахождение *Myoxoscephalus* в плейстоценовых отложениях Европы.

Все эти палеонтологические данные говорят о том, что *Cottidae* (*sensu lato*) в неогене, повидимому, вообще только еще формировались. Между тем по новейшей классификации, предложенной Таранцом (68), сем. *Cottidae* (*sensu stricto*) включает в себя уже 13 подсемейств и 64 рода, обитающих главным образом в морях и океанах и в настоящее время. Специфически же глубинными формами в Байкале (если даже относить к его глубинным зонам и устанавливаемую нами зону профундали) являются всего лишь один род и 22 вида и разновидностей. Спрашивается, неужели эти масштабы радиации *Cottosomorphoridae* в глубоководной области Байкала могут быть сопоставлены с масштабами радиации *Cottidae* (*sensu stricto*), в целом протекавшими не более как с неогена!

Размах радиации *Cottidae* неизмеримо выше радиации *Cottosomorphoridae* в глубоководной области Байкала. Уже сопоставление масштабов радиации в этих, очень близких между собой семействах с нашей точки зрения допускает возможность предположения о становлении глубоководных *Cottosomorphoridae* за время, протекшее с периода образования больших глубин в Байкале. Между тем имеются все основания предполагать, что эволюция *Cottosomorphoridae* должна была происходить неизмеримо быстрее, нежели морских *Cottidae*.

В последнее время Шмальгаузен (78, 79) с исключительной обстоятельностью показал наличие неравномерных темпов эволюции в животном мире и как частный случай водоема, имеющего все условия для быстрых темпов эволюции населяющей его эндемичной фауны, назвал Байкал. Фактическим подтверждением положений, развитых Шмальгаузенем для эволюции фауны в Байкале, являются наблюдения Колесникова (1939) над развитием замкнутых бассейнов Понто-Каспийской области и населяющей их фауны моллюсков. Он пишет (с. 808): «Такие бассейны (т. е. замкнутые бассейны вообще. – Д.Т.) представляют собой как бы небольшие естественные лаборатории, где в усиленных темпах совершались те процессы, которые в открытых морях требовали значительного отрезка времени. Замкнутые бассейны были очень чувствительны ко всяким переменам физико-географической обстановки, в особенности к движениям земной коры».

Таким образом, если бы глубоководная фауна байкальских *Cottoidei* начала обособляться значительно раньше, скажем еще в третичный период, то, исходя из более быстрых темпов эволюции фауны замкнутых бассейнов, о которых пишет Колесников, среди глубоководных байкальских *Cottoidei* мы нашли бы уже формы, характеризующиеся развитием признаков, свойственных истинно глубоководным рыбам.

Между тем признаки глубоководности у байкальских *Cottoidei* очень близки к признакам так называемых вторично глубоководных видов (2, 3, 80), у которых приспособление к глубоководной жизни ограничивается в основном большим развитием слизистых полостей, пор и каналов, редукцией наружного костного вооружения, студенистостью и некоторой прозрачностью тканей тела, увеличением или, наоборот, некоторой редукцией глаз, исчезновением рисунка на теле и однотипностью окраски.

По мнению же названных выше авторов, вторично глубоководные виды в Беринговом и Охотском морях произошли лишь в ледниковое или даже межледниковое время. Так, Шмидт (80) по этому поводу пишет (с. 38): «С наступлением ледникового периода береговая область Охотского моря должна была подвергнуться исключительно суровым температурным условиям». И дальше: «К этому же времени, надо думать, относится и переселение значительной части береговой фауны на глубины и приспособление ее к глубоководному образу жизни. Неблагоприятные условия жизни в береговой области понудили обитателей последней искать спасения на глубинах, находившихся в лучших температурных условиях благодаря связи с относительно тепловодными большими глубинами Тихого океана. Таким образом, и создалась эта своеобразная глубоководно-арктическая фауна рыб Охотского моря».

Однако Андрияшев (3) считает возможным относить образование этой фауны даже к еще более поздним временам. Он пишет (с. 141): «Уход на глубины бореальной фауны мог происходить более интенсивно в периоды наибольшего похолодания, но не исключена возможность миграции фауны на глубины и, наоборот, – в периоды потепления (например, межледникового). В этом случае мигрантами должны были оказаться виды, приспособившиеся к суровым условиям прибрежной жизни в ледниковый период». Отметим кстати, что слабая глубоководная специализация присуща в Байкале не одним бычкам; в отношении глубоководных гаммарид Базикалова (5) отмечает, что им присуща еще довольно слабая физиологическая специализация. Приведенные доводы, надо полагать, еще в большей мере должны убедить, что нет никаких оснований относить формирование глубоководной фауны Байкала к очень отдаленным эпохам.

Наконец, существует еще один весьма важный момент, который почти не учитывается при суждении о возрасте байкальской эндемичной фауны. Это – еще не окончательная ясность вопроса о действительной таксономической значимости отдельных ее видов или групп форм. Так, для байкальских *Cottoidei* в этом отношении существуют два мнения крупнейших ихтиологов: Л.С. Берга и Ригена. Бергом с исключительной обстоятельностью было описано сем. *Cottosomorphoridae* и установлена принадлежность байкальских эндемичных бычков к семи родам [за исключением рода *Procottus*, описанного Грациановым (26)]. Однако Риген (106), позднее составивший прекрасный общий обзор классификации *Cottoidei*, включил *Cottosomorphoridae* в сем. *Cottidae* и из семи родов байкальских эндемичных бычков оставил лишь два рода (*Cottosomorphorus* и *Abyssocottus*).

В задачу настоящей статьи не входит обсуждение вопроса об истинном таксономическом положении байкальских бычков. Отметим лишь, что нами (65) при серологическом изучении байкальских *Cottoidei* было обращено внимание на то, что как родовые, так и видовые серодиагностические показатели у представителей *Cottosomorphoridae* необычайно малы и значительно ниже родовых и

видовых серодиагностических показателей для представителей сем. Salmonidae; показатели же для лососевых сходились с данными, полученными другими исследователями для других групп рыб. Наличие всех этих данных невольно заставляет отнестись с особой внимательностью к мнению Колесникова (41) о том, что в замкнутых бассейнах в сравнительно более спокойные эпохи (следовавшие за периодами усиления движения земной коры) фауна начинала сильно варьировать и почти каждый вид превращался в группу форм, настолько отличающихся друг от друга, что если подходить к их систематике чисто описательно, то почти каждую особь пришлось бы описывать или как новый вид, или как новую разновидность.

Таким образом, даже и в отношении таксономической значимости эндемичной байкальской фауны вопрос еще ждет дополнительных исследований, и если здесь будут какие-то изменения, то можно заранее сказать, что во всяком случае не в сторону повышения таксономических единиц, а, наоборот, их понижения. Это в свою очередь также будет говорить и о возможности сокращения сроков эволюции этой фауны.

Учтя все сказанное, нам кажется вполне вероятным, что вся радиация байкальских Cottoidei в глубинной зоне протекала исключительно в четвертичный период, по формировании больших глубин и по заселении их фауной гаммарид и олигохет, служащих пищей для глубоководных Cottoidei.

Многолетнее изучение байкальских бычков привело нас к выводу, что исключительно интенсивная их радиация в глубоководных зонах Байкала (о которой мы говорили выше) продолжается и по настоящее время. Подтверждение этому мы находим в том, что в каком-либо одном районе Байкала зачастую бывает очень трудно выловить в глубинной зоне несколько экземпляров одного и того же вида бычков, представляющих собой по внешнему облику полное сходство. По меристическим признакам они укладываются в диагнозы вида; что же касается пластических признаков, связанных с формой тела, то здесь можно наблюдать поразительное разнообразие, порой даже перекрывающее внешние, бросающиеся в глаза родовые особенности. Чтобы показать это наглядно, нами были обработаны биометрически некоторые глубоководные и мелководные виды байкальских Cottosomorphoridae, причем использованы преимущественно половозрелые экземпляры, отловленные по возможности за короткий срок в каком-либо одном районе Байкала и на более или менее одинаковых глубинах и грунтах.

Все промеренные экземпляры *Batrachocottus baicalensis* были выловлены в районе пос. Лиственичное, близ гавани Байкальской лимнологической станции, в сентябре 1945 г.; *Cottosomorphorns grewingkii* взяты из одного притонения закидным неводом в районе г. Слюдянка 6 июня 1944 г.; *Limnocottus megalops*, *Asprocottus herzensteini* и *Batrachocottus nikolskii* взяты из траловых ловов Байкальской лимнологической станции в районе селенгинского мелководья, на глубинах около 300–350 м, в октябре 1943 г.; *Limnocottus pallidus* nov. sp. (Taliev, in man.) и *Batrachocottus multiradiatus* получены из траловых ловов на глубинах около 400 м против дер. Б. Коты в октябре 1940 г. и, наконец, все *Limnocottus godlewskii* выловлены в районе ст. Байкал, против истока Н. Ангары, на глубинах 500–550 м в 1937 г.

В половом отношении материал был смешанный. Биометрическая обработка была любезно произведена В.С. Кирпичниковым, за что автор приносит ему сердечную благодарность.

В табл. 2 приводятся результаты биометрической обработки 16 пластических и одного наиболее изменчивого меристического (число лучей в Д-II) признаков у восьми видов байкальских бычков. Анализируя признаки отдельных видов, можно усмотреть, что *Cottocomephorus grewingkii* по степени изменчивости является одной из наиболее стабильных форм. Отметим для этого вида очень слабую положительную корреляцию между длиной первого спинного плавника и общей длиной тела рыбы.

По степени изменчивости отдельных признаков также стабильной формой является *Batrachocottus baicalensis*. У этого вида наблюдаются слабые положительные корреляции между наибольшей высотой тела, длиной Д-II и V и общей длиной тела. Совершенно иной характер изменчивости у *Batrachocottus nikolskii*: здесь наблюдается очень высокая степень изменчивости по длине всех плавников (Д-I, Д-II, А, Р и V) и по всем признакам головы (длина головы, длина рыла, вертикальный и горизонтальный диаметры глаза, ширина лба, высота и ширина головы). Однако по некоторым из этих признаков наблюдается корреляция с длиной тела. *Batrachocottus multiradiatus* изменчив несколько менее предыдущего вида; длина плавников для этой формы слабо изменчива, зато высоко изменчив этот вид по ширине лба, высоте и ширине головы и особенно числу лучей: в Д-II. Для этого вида наблюдаются слабые отрицательные корреляции с общей длиной тела длины Р, Д-I и V. *Limnocottus megalops* относится также к достаточно изменчивым формам. Наиболее изменчивы у него наибольшая высота тела и длина всех плавников (Д-I, Д-II, А, Р и F), ширина лба, высота и ширина головы и, наконец, число лучей в Д-Ц. Для этого вида наблюдаются положительные корреляции ширины лба, высоты и ширины головы с общей длиной тела.

Высока степень изменчивости и у *Limnocottus godlewskii*; наиболее изменчивы наибольшая высота тела, длина плавников (Д-I, Д-II, А, Р и V), ширина лба, высота и ширина головы, а также и число лучей в Д-II. Корреляций для этого вида не наблюдается. *Limnocottus pallidus* nov. sp. (Taliev, in man.) характеризуется меньшей степенью изменчивости, нежели два предыдущих вида этого рода; высокую степень изменчивости обнаруживает лишь число лучей в Д-II, некоторая изменчивость наблюдается в длине тела, головы и плавников (Д-I, Д-II, А, Р и V). Корреляций для этого вида также не наблюдается.

К формам с высокой степенью изменчивости относится и *Asprocottus herzensteini*. У этого вида наиболее изменчивы: длина плавников (Д-I, Д-II, А, Р и V), рыла, горизонтальный и вертикальный диаметры глаз, ширина лба и высота и ширина головы. Отрицательных или положительных корреляций в каких-либо признаках для этого вида не наблюдается.

Подводя итоги биометрическому анализу байкальских *Cottoidei*, можно сказать, что зависимости изменчивости отдельных видов от их систематического (родового) положения не наблюдается ни в степени этой изменчивости, ни в наборе анализированных признаков, характерных для представителей изученных родов. В самом деле, из трех изученных в этом направлении представителей рода *Batrachocottus* два вида (*B. nikolskii* и *B. multiradiatus*) показали высокую степень изменчивости по ряду признаков, тогда как третий (*B. baicalensis*) по всем признакам оказался исключительно стабильным. Подобная же картина наблюдается и у представителей рода *Limnocottus*. Один вид этого рода (*L. godlewskii*) обладает весьма высокой изменчивостью, другой (*L. pallidus* nov. sp.) характеризуется очень слабой изменчивостью и, наконец, третий (*L. megalops*) занимает в этом отношении промежуточное положение.

Табл. 2. Биометрическая характеристика изменчивости

Признаки Виды		Полная длина тела	Длина тела без хвостового плавника	Наибольшая высота тела	Наименьшая высота тела	Длина анального плавника, <i>A</i>	Длина грудного плавника, <i>P</i>	Длина 1-го спин- ного плавника, <i>D-I</i>
Cottocomephorus grewingkii	<i>M ± m</i>	12,59±0,128	86,54±0,227	16,13±0,330	3,95±0,072	34,77±0,431	29,62±0,298	18,89±0,306
	<i>σ</i>	0,64	1,13	1,65	0,36	2,15	1,49	1,53
	<i>C ± m</i>	5,1±0,72	1,3±0,18	10,3±1,47	9,1±1,30	6,2±0,88	5,0±0,71	8,1±1,16
	<i>n</i>	25	25	25	25	25	25	25
Batrachocottus baicalensis	<i>M ± m</i>	13,74±0,314	86,78±0,239	21,09±0,365	5,67±0,100	19,37±0,294	20,94±0,235	14,77±0,355
	<i>σ</i>	1,57	1,20	1,82	0,50	1,47	1,17	1,77
	<i>C ± m</i>	11,5±1,64	1,4±0,20	8,6±1,23	8,8±1,25	7,6±1,09	5,6±0,79	12,0±1,73
	<i>n</i>	25	25	25	25	25	25	25
Batrachocottus nikolskii	<i>M ± m</i>	8,14±0,803	82,96±0,288	16,89±0,396	5,27±0,107	20,08±0,527	21,08±0,496	10,96±0,265
	<i>σ</i>	4,02	1,38	1,98	0,53	2,58	2,43	1,32
	<i>C ± m</i>	49,3±8,50	1,7±0,25	11,7±1,67	10,1±1,44	12,8±1,88	11,5±1,68	12,0±1,73
	<i>n</i>	25	23	25	25	24	24	25
Batrachocottus multiradiatus	<i>M ± m</i>	10,11±0,68	83,15±0,346	18,52±0,454	5,49±0,079	24,22±0,416	20,87±0,264	13,79±0,314
	<i>σ</i>	3,21	1,80	2,36	0,41	2,12	1,37	1,63
	<i>C ± m</i>	32,1±4,81	2,2±0,30	12,7±1,76	7,5±1,03	8,8±1,23	6,5±0,89	11,8±1,63
	<i>n</i>	27	27	27	27	26	27	27
Limnocottus megalops	<i>M ± m</i>	7,82±0,587	82,91±0,307	16,88±0,351	5,01±0,133	21,52±0,333	19,87±0,300	10,93±0,405
	<i>σ</i>	3,10	1,62	1,86	0,70	1,76	1,53	2,10
	<i>C ± m</i>	39,7±6,09	2,0±0,27	11,0±1,49	14,7±2,01	8,2±1,11	7,7±1,08	19,3±2,73
	<i>n</i>	28	28	28	28	28	26	27
Limnocottus godlewskii	<i>M ± m</i>	7,59±0,532	83,13±0,526	12,98±0,365	15,19±0,078	17,97±0,567	19,28±0,257	8,56±0,264
	<i>σ</i>	2,97	2,93	1,99	0,44	3,16	1,43	1,37
	<i>C ± m</i>	39,1±5,68	3,5±0,44	15,3±2,03	8,4±1,08	17,5±2,29	7,4±0,94	16,0±2,25
	<i>n</i>	31	31	30	31	31	31	27
Limnocottus pallidus nov. sp. (Tal., in man.)	<i>M ± m</i>	6,71±0,101	82,59±0,481	14,91±0,132	4,85±0,050	21,08±0,190	18,23±0,150	7,44±0,138
	<i>σ</i>	0,17	3,40	0,93	0,35	1,32	1,06	0,98
	<i>C ± m</i>	10,6±1,07	4,1±0,41	6,3±0,63	7,2±0,72	6,2±0,63	5,8±0,58	13,1±1,34
	<i>n</i>	50	50	50	50	48	50	50
Asprocottus herzensteini	<i>M ± m</i>	6,47±0,283	84,62±0,359	17,57±0,533	5,18±0,129	27,75±1,290	19,81±0,383	11,34±0,302
	<i>σ</i>	1,41	1,72	2,67	0,63	6,45	1,91	1,51
	<i>C ± m</i>	21,9±3,24	2,0±0,29	15,1±2,19	12,2±1,79	23,3±3,47	9,7±1,38	13,4±1,93
	<i>n</i>	25	23	25	24	25	25	25

некоторых видов Байкальских Cottoidei

Длина 2-го спинного плавника, D-II	Длина брюшного плавника, V	Длина головы	Длина рыла	Диаметр глаза горизонтальный	Диаметр глаза вертикальный	Ширина лба	Высота головы	Ширина головы	Число лучей в D-II
32,52±0,329 1,64 5,1±0,72 25	11,62±0,177 0,89 7,7±1,10 25	23,00±0,225 1,13 4,9±0,69 25	32,37±0,565 2,83 8,7±1,24 25	20,21±0,452 2,26 11,2±1,60 25	17,29±0,457 2,29 13,2±1,90 25	29,73±0,372 1,86 6,3±0,89 25	61,81±0,865 4,33 7,0±1,00 25	64,95±1,166 5,85 9,0±1,28 25	18,32±0,170 0,85 4,7±0,67 25
27,69±0,393 1,96 7,1±1,01 25	14,78±0,205 1,03 6,9±0,98 25	31,78±0,254 1,27 4,0±0,57 25	34,57±0,536 2,68 7,8±1,11 25	17,88±0,381 1,90 10,6±1,52 25	13,77±0,364 1,82 13,2±1,90 25	21,45±0,461 2,31 10,8±1,55 25	57,93±0,914 4,57 7,9±1,13 25	78,15±1,665 8,32 10,6±1,52 25	15,32±0,125 0,63 4,1±0,58 25
25,17±0,410 2,05 8,1±1,16 25	11,86±0,367 1,64 13,8±1,99 25	28,28±0,332 1,66 5,9±0,84 25	26,79±0,682 3,41 12,7±1,83 25	24,23±0,672 3,36 13,9±2,01 25	18,39±0,561 2,81 15,2±2,20 25	9,77±0,736 3,68 37,7±6,03 25	49,11±0,909 4,54 9,3±1,32 25	65,61±1,692 8,46 12,9±1,85 25	15,88±0,173 0,85 5,3±0,76 24
28,82±0,404 2,10 7,3±1,00 27	12,70±0,181 0,94 7,4±1,02 27	29,72±0,215 1,12 3,8±0,52 27	30,01±0,368 1,91 6,4±0,87 27	19,55±0,290 1,51 7,7±1,06 27	14,66±0,291 1,51 10,3±1,42 27	11,68±0,234 1,21 10,4±1,43 27	51,75±1,013 5,26 10,2±1,40 27	71,39±1,056 5,48 7,7±1,06 27	17,44±0,180 0,93 5,4±0,74 27
25,84±0,422 2,23 8,7±1,17 28	12,09±0,249 1,32 10,9±1,48 28	29,84±0,264 1,39 4,7±0,63 28	27,91±0,503 2,66 9,5±1,28 28	24,24±0,644 3,41 14,1±1,93 28	19,31±0,490 2,59 13,4±1,82 28	9,26±0,493 2,61 28,2±4,07 28	48,66±1,048 5,55 11,6±1,57 28	69,59±1,894 10,02 14,4±1,97 28	14,63±0,234 1,22 8,3±1,14 27
21,58±0,462 2,58 11,9±1,53 31	14,69±0,433 2,33 15,8±2,13 29	30,01±0,267 1,49 5,0±0,64 31	23,81±0,452 2,52 10,6±1,36 31	26,90±0,392 2,19 8,1±1,04 31	17,42±0,336 1,87 10,7±1,38 31	6,44±0,213 1,19 18,4±2,42 31	35,08±1,077 5,89 16,8±2,24 30	52,82±1,205 6,71 12,7±1,64 31	12,77±0,223 1,22 9,5±1,24 30
23,68±0,173 1,22 5,2±0,52 50	14,47±0,124 0,88 6,0±0,60 50	28,54±0,110 0,78 2,7±0,27 50	29,13±0,231 1,64 5,6±0,56 50	21,65±0,214 1,51 7,0±0,70 50	15,11±0,219 1,55 10,2±1,03 50	8,60±0,158 1,12 13,0±1,33 50	43,07±0,351 2,48 5,8±0,58 50	60,71±0,579 4,09 6,7±0,67 50	13,38±0,157 1,11 8,3±0,84 50
26,71±0,614 3,07 11,5±1,65 25	13,8±0,270 1,32 10,0±1,45 24	29,21±0,362 1,81 6,2±0,88 25	25,25±0,638 3,19 12,6±1,81 25	23,29±0,606 3,03 13,0±1,72 25	– – –	17,01±0,600 3,00 17,6±2,56 25	50,99±0,974 4,87 9,5±1,35 25	– – –	– – –

Не удастся также обнаружить какой-либо специфичности для представителей одного и того же рода бычков и в наборе наиболее изменчивых признаков. У всех наиболее варьирующих видов эти признаки в основном одни и те же (независимо от родовой принадлежности). В первую очередь это длина плавников (*D-I*, *D-II*, *A*, *P* и *V*), затем несколько признаков головы (ширина лба, высота и ширина головы и др.), наибольшая и наименьшая высота тела и, наконец, число лучей в *D-II*.

Однако, если мы попытаемся сопоставить различную степень изменчивости видов с их батиметрическим распределением, то увидим, что наиболее изменчивыми оказываются виды, приуроченные в своем обитании к глубинным зонам, и, наоборот, виды, населяющие мелководье Байкала, по всем изученным признакам оказались наиболее стабильными. Так, согласно табл. 1, наиболее изменчивые виды *V. nikolskii*, *L. godlewskii*, *V. multiradiatus* и *A. herzensteini* приурочены в своем обитании главным образом к зоне псевдоабиссали, менее изменчивый *L. megalops* и особенно *L. pallidus* nov. sp. – в основном обитатели профундали и, наконец, показавшие почти полное отсутствие изменчивости *V. baicalensis* и *S. grewingki* приурочены к литорали и сублиторали.

Таким образом, результаты биометрического анализа с достаточной убедительностью показывают несравненно более высокую степень изменчивости батифильных бычков. Является ли эта изменчивость ненаследственной, модификационной изменчивостью, или же это генотипическая, мутационная изменчивость, – сказать сейчас невозможно. Окончательный ответ на этот вопрос может быть получен лишь экспериментально и, конечно, не скоро, так как мы еще не располагаем способами воспитания глубоководных форм в лабораторных условиях. Однако прав Шмальгаузен (77), писавший (с. 7), что каждое ненаследственное новоприобретение связано с наследственным приобретением, и, следовательно, *все ненаследственное в самом своем возникновении связано с наследственным*⁹.

Следовательно, хотя природа изменчивости байкальских глубоководных *Cottoidei* еще не известна, все же не приходится сомневаться, что эта изменчивость приводит в дальнейшем к становлению новых таксономических единиц. Таким образом, можно предположить, что как интенсивная индивидуальная изменчивость у глубоководных видов, так и все относительное многообразие видов и разновидностей бычков в глубинных зонах Байкала исторически есть результат одного и того же процесса (действующего под влиянием одних и тех же факторов), но различными его этапами. Могущие возникнуть возражения, что в данных условиях для становления крупных таксономических единиц нет пространственной (географической) или физиологической изоляции, едва ли существенны. Мы знаем, что наследственные признаки при скрещивании вообще не поглощаются (79), и, следовательно, эволюция может с успехом идти без всякой изоляции, на основе одного только естественного отбора.

Однако какие же факторы в глубинных зонах Байкала (отсутствующие в его мелководных районах) могут влиять на столь интенсивную изменчивость бычков, приводящую, по-видимому, к становлению многочисленных новых видов и разновидностей? Очевидно, что могут быть как абиотические, так и биотические факторы, влияющие или непосредственно на возникновение более интенсивной

⁹ Курсив И.И. Шмальгаузена.

изменчивости у глубоководных Cottoidei или, наоборот, только способствующие понижению элиминации крайних форм вида.

В конечном результате в обоих случаях можно ожидать интенсификации дивергентной радиации. Было бы ошибкой искать среди этих факторов такие, которые могли бы всецело обусловить дивергентную радиацию байкальских бычков. Эти факторы сами по себе или ведут к распаду вида на подчиненные формы в пределах прежнего типа, или способствуют наибольшему выживанию этих подчиненных форм; подлинное же творчество новых форм, безусловно, начинается лишь при вмешательстве естественного отбора.

Хотя, как уже отмечалось, еще не известно, является ли более интенсивная изменчивость глубинных байкальских бычков результатом их повышенного мутирования, все же вполне уместен вопрос: не присущи ли Байкалу, в связи с его молодым тектоническим происхождением и глубоким положением в литосфере, специфические особенности, влияющие на повышение мутационной изменчивости глубоководных обитателей?

Постановка подобного вопроса своевременна, так как теперь можно уже с некоторой долей достоверности говорить о таких источниках мутационной изменчивости, как радиоактивный распад атомов или многие факторы внешней среды в их необычных интенсивностях и резких колебаниях этих интенсивностей, как то: крайние температуры, химическое влияние солей или не совсем обычные органические соединения, попавшие в состав пищи, и пр. (79).

Рассмотрим специфические особенности природы Байкала, могущие в какой-то мере повлиять на повышение мутирования у глубоководных байкальских эндемиков. Прежде всего следует остановиться на физических особенностях водных масс глубинной зоны Байкала, так как здесь в первую очередь может быть назван ряд факторов, заслуживающих обсуждения. Прежде всего, следует остановиться на воде, имеющей изотопические молекулы. О нахождении такой воды в Байкале писали еще в 1934 г. Верещагин, Горбов, Менделеев (22). По предположению Верещагина (16, 19), наличие в Байкале воды аномальной плотности может стимулировать расцвет в этом озере эндемичной фауны и вместе с тем препятствовать вселению в Байкал общесибирской пресноводной фауны. По данным Менделеева (47), концентрация в Байкале воды аномальной плотности увеличивается с глубиной. Следовательно, если бы этот фактор действительно оказывал существенное влияние на дивергенцию байкальских эндемиков, то в глубинных зонах его влияние должно было бы проявляться в несравненно большей степени. Однако А.П. Виноградов, проводивший в 1940 г. в Лаборатории геохимических проблем им. В.И. Вернадского повторный, более тщательный анализ байкальской воды, отрицает наличие в ней больших плотностей.¹⁰

Даже в том случае если в Байкале вода аномальной плотности все же имеется, то и тогда привлечение этого фактора для объяснения богатой дивергентной радиации байкальских эндемичных животных в глубинной зоне было бы преждевременным и даже невозможным. Общеизвестно тормозящее и летальное влияние на биологические процессы синтетической тяжелой воды H_2^{16}O , характеризующейся наличием изотопов водорода. В Байкале же, по мнению Менде-

¹⁰ Пользуюсь случаем принести А.П. Виноградову искреннюю благодарность за сообщение этого, еще не опубликованного им результата исследований.

леева (47), вода аномальной плотности должна скорее характеризоваться наличием изотопа не водорода, а кислорода. Это предположение Менделеева вполне согласуется с теоретическими соображениями о том, что в природных условиях скорее может быть обнаружена вода «кислородно-тяжелая», а не «водородно-тяжелая» (81).

Однако биологическое влияние «кислородно-тяжелой воды» вряд ли может гомологизироваться с влиянием на биологические процессы «водородно-тяжелой воды». Проводившиеся нами в 1936 г. совместно с А.Я. Базикаловой экспериментальные исследования по выяснению влияния байкальской воды с различных горизонтов на биологические процессы некоторых видов инфузорий не показали какого-либо специфического влияния глубинных байкальских вод (нами использовалась вода с глубины до 1400 м) на жизненные процессы этих организмов. Таким образом, специфические особенности строения глубинной байкальской воды, по нашему мнению, не могут приниматься во внимание при объяснении причин богатой радиации байкальских бычковых рыб в глубинных зонах.

Нельзя обойти молчанием космическую радиацию; по мнению Thomas (108) и ряда других исследователей, космические лучи являются могучим рычагом эволюции, в частности видообразования.

Однако на глубинах свыше 700 м космической радиации нет, она задерживается верхними слоями воды. Поэтому возможен вопрос, не является ли отсутствие или даже значительное уменьшение космических лучей в глубинных зонах Байкала причиной своеобразной эволюции представителей эндемичной фауны. Значение этого фактора для интересующего нас вопроса также очень мало вероятно, так как прежде всего, по мнению сторонников существенного значения космической радиации, для органической эволюции эффективно увеличение интенсивности космических лучей (что наблюдается в более высоких над уровнем моря районах), а не их уменьшение. Кроме того, в последнее время рядом исследователей достаточно убедительно показано, что роль природной радиации, в том числе и космических лучей, в естественном мутационном процессе практически почти равна нулю (72). Наблюдающееся в абиссали Байкала некоторое повышение температуры воды (выражающееся в сотых долях градуса) также не может быть существенным фактором. По мнению Верещагина (17), это повышение вызвано, вследствие исключительной глубины Байкала и узости его котловины, геотермическим нагреванием. Специальные вычисления показали, что поток тепла из литосферы на глубине Байкала 1600 м на 9 % интенсивнее, чем у поверхности земли. Однако аналогичное вычисление, сделанное для Crater Lake (в штате Орегон), дало величину в 25 %, а для оз. Chelan (в штате Вашингтон), вследствие его исключительной узости, – до 50 % (что согласуется с придонными температурами в этих озерах). Тем не менее в этих озерах мы не наблюдаем, как в Байкале, развития в глубинных зонах пышной органической жизни. Таким образом, фактор геотермического нагревания воды в глубинной зоне Байкала также не может приниматься во внимание.

Другим характерным для Байкала фактором, заслуживающим серьезного обсуждения, является постоянство температур в глубинных зонах. Сравнительно недавно Верещагиным (17) были установлены четыре вертикальные термические зоны Байкала: альтернирующая, характеризующаяся наличием прямой и обратной термической стратификации, переннирующая, в которой в течение все-

го года наблюдается прямая стратификация, промежуточная между ними зона мезотермического максимума и зона придонная. Границы этих зон не постоянны, они зависят от особенностей сезонного хода термики в отдельные годы. Приблизительно нижнюю границу альтернирующей зоны можно установить от 200 до 300 м; зона мезотермического максимума проявляется лишь в период обратной стратификации в первой зоне; переннирующая зона простирается от 200–300 м и почти до дна, а непосредственно соприкасающийся с дном слой воды составляет придонную зону.

Верещагин (17) подчеркивает, что всю переннирующую зону следует в отношении динамики рассматривать, как совершенно самостоятельный водоем тропического типа с неизменной прямой стратификацией температур. С другой стороны, рядом исследователей (87, 107) неоднократно подчеркивалось, что в тропических водоемах у водных животных (в частности, у рыб) благодаря постоянству температур быстрее происходит рост, скорее наступает половая зрелость и размножение может продолжаться круглый год; таким образом, в один и тот же промежуток времени в тропических водоемах возникает больше генераций, чем в водоемах умеренного климата. Следствием всего этого является ускорение у тропических водных животных и темпов эволюции. Подобное же постоянство температурного режима, как мы видели, имеется и в переннирующей зоне Байкала, поэтому, так же как и в тропических водоемах, этот фактор теоретически может иметь значение для ускорения темпов эволюции и повышения изменчивости у батифильных байкальских бычков.

Тем не менее мы считаем, что эта особенность глубинных зон Байкала для дивергенции батифильных видов *Cottoidei* не имеет значения. Существенным доводом в пользу этого прежде всего является то, что, несмотря на постоянство температур в переннирующей зоне Байкала, бычки половозрелыми обнаруживаются лишь в определенные сезоны: большинство видов – поздней осенью и в начале зимы (представители родов *Limnocottus*, *Asprocottus*, *Abyssocottus* и *Procottus*), остальные – во вторую половину зимы [представители родов *Batrachocottus* и *Cottinella* (?)]. Правда, нерест их растянут и продолжается у большинства видов 2–3 месяца, однако не менее растянуты сроки нереста и у мелководных байкальских *Cottoidei* (*Cottocomephorus grewingki*, *Cottus kneri* и др.).¹¹

Таким образом, одного из наиболее существенных моментов – постоянства термического режима водоема, ведущего к увеличению числа генераций, – у байкальских глубинных бычков не наблюдается. Более ранней половозрелости у байкальских глубоководных бычков по сравнению с мелководными видами также не обнаружено; как и прибрежные виды, они в большинстве случаев начинают размножаться на третьем году жизни. Наконец, если бы постоянство температур в глубинных зонах Байкала имело особо существенное значение для более интенсивной дивергенции *Cottoidei*, то, надо полагать, этот фактор вызвал бы такое же расщепление и в других группах байкальских эндемиков, обитающих и переннирующей зоне. Поскольку этого не наблюдается, очевидно, что постоянство температур в глубинных зонах не имеет существенного значения.

¹¹ В недавно появившейся в журнале «Природа» заметке Абросов (1) сообщает о нересте *Procottus jettelesi major* nov. subsp. (Taliev in man.) в ноябре, как о чем-то исключительном для байкальских бычков. Однако автор был не в курсе дела: в это же время размножается большинство видов рода *Limnocottus* и *Procottus jettelesi minor* nov. subsp. (Taliev in man.)

Рассмотренные выше факторы по существу полностью охватывают те физические особенности глубинных вод современного Байкала, которые могли бы повлиять на более интенсивную изменчивость и радиацию обитающих в этой области водоема бычков. Что же касается химических особенностей, то здесь вообще не представляется возможным указать на ту специфику (как в смысле качественного состава ингредиентов, так и их количеств), которая могла бы быть подвергнута обсуждению в разрезе интересующего нас вопроса. Глубинные воды Байкала характеризуются некоторым падением содержания кислорода и увеличением углекислоты, кремнекислоты и фосфатов (15, 17). Однако эти изменения не настолько существенны, чтобы повлиять на ход эволюции населяющей эти воды фауны. Химический анализ глубоководных донных отложений Байкала также не обнаружил в них ничего необычного (25).

Чтобы закончить рассмотрение абиотических факторов, могущих в какой-то мере повлиять на интересующие нас особенности батифильных байкальских бычков, необходимо сказать еще несколько слов о причинах исторического порядка. Мы имеем здесь в виду два варианта: 1) постепенный переход на глубины, по мере их образования, в основном уже сформированной, богатой фауны, как это предполагает Базикалова (5) для байкальских глубоководных амфипод, и 2) вынужденный массовый переход на глубины опять-таки уже достаточно богатой фауны под влиянием похолодания, наступившего на Байкале в ледниковое время. Однако если эти оба варианта могут привлекаться для объяснения многообразия на глубинах уже сформированных видов и разновидностей бычков, то для осмысливания причин, вызывающих у них в современный период более высокую внутривидовую изменчивость, эти варианты вообще ничего не дают. Между тем нами неоднократно отмечалось, что как все многообразие видов и разновидностей батифильных бычков, так и наблюдающуюся у них высокую внутривидовую изменчивость надо рассматривать как различные этапы единого процесса, возникшие под влиянием одних и тех же причин.

Это – первый довод, говорящий о невозможности привлечения названных выше исторических причин абиотического порядка для объяснения дивергентной радиации байкальских батифильных *Cottoidei*. Второй довод заключается в том, что в глубинной области Байкала особенно интенсивная радиация наблюдается лишь у *Cottoidei*, но у других групп байкальских эндемичных животных, освоивших эту область, она несравненно ниже. Если бы глубины Байкала были заселены уже в основном сформированной фауной, перешедшей к глубоководному образу жизни под влиянием постепенного опускания дна Байкала, или же, наоборот, эта фауна была вынуждена переходить на большие глубины под влиянием наступившего похолодания в связи с ледниковым временем (что должно было происходить также в массовом масштабе), то тогда, надо полагать, черты, присущие глубоководным *Cottoidei*, в равной мере наблюдались бы и в других группах байкальских эндемиков.

Нами рассмотрены, по возможности, все известные абиотические факторы, которые в какой-то мере могли повлиять на повышение мутабельности у бычков, обитающих в глубинной области Байкала, вызвать у них ускорение темпов эволюции или, наконец, способствовать переходу в абиссаль Байкала уже сформированных ранее видов и разновидностей в массовом количестве. Однако, как мы могли видеть, ни один из рассмотренных факторов не может быть признан существенным при формировании батифильной фауны *Cottoidei* Байкала; воз-

можно, что некоторые из них могли играть второстепенную роль, но в основном здесь были какие-то иные факторы, повлиявшие существенным образом на своеобразие батиметрического профиля байкальских *Cottoidei* и продолжающие влиять на дальнейшую интенсивную радиацию этих рыб в глубинной области Байкала. Нам кажется, что это должны быть факторы биотического порядка.

Огромное значение этих факторов в эволюции различных органических форм указано Шмальгаузенем (78, 79). Первым и основным условием, благоприятствующим быстрой эволюции и интенсивной дифференциации форм, он считает наличие свободных пространств для расселения и свободных экологических ниш для пропитания и размножения организмов. Кроме условий питания, Шмальгаузен придает особое значение и условиям размножения, определяемым также и степенью защищенности организма от врагов, т. е., выражаясь более обще, он обращает внимание и на положение организма в конкретных биоценозах и на его место в пищевых взаимоотношениях.

Большое значение наличия свободных пространств и биологических ниш для прогрессивной эволюции совершенно отчетливо видно на многих примерах распространения и адаптивной дифференциации животных, зачастую случайно попадающих во вновь образовавшиеся водоемы тектонического происхождения или на новые острова, свободные от конкурентов. Этих примеров достаточно много. Так, по исследованиям Уортингтона (110), в группе больших восточно-африканских озер тектонического происхождения (Альберт, Рудольф, Эдуард и Джордж, Виктория и Киога, Ньяса и Танганайка¹²) из рыб наиболее интенсивной дифференциации подверглось сем. *Cichlidae* (или *Chromidae*). Всего в этих озерах насчитывается около 375 видов, из них 341 вид эндемичен. В некоторых озерах эндемизм этих рыб исключительно высок: так, в оз. Ньяса из 175 видов *Cichlidae* эндемиков 171 вид, а в оз. Виктория и Киога из 64 видов – эндемиков 58.

Однако в каждом озере все многообразие *Cichlidae* произошло от немногих исходных форм; например, в оз. Виктория богатая радиация рода *Naplochromis* идет от мирных форм с небольшим ртом и маленькими игловидными зубами до рыб с огромным ртом и большими зубами, питающихся крупными животными. Между этими крайними формами имеется ряд промежуточных и уклоняющихся в сторону видов; некоторые, например, питаются моллюсками, раздавливая их раковины широкими и плоскими зубами, специально приспособленными для этой цели. В общем здесь представители одного рода овладели биологическими нишами, обычно занимаемыми в менее изолированных водоемах по меньшей мере представителями различных семейств.

Подобные, хотя и менее яркие примеры радиации можно найти и в других семействах рыб, обитающих в этих озерах, особенно в сем. *Mastocembelidae* (род *Mastocembelus*), *Badridae* (род *Chysichtys*) и *Cyprinidae* (род *Barbus*).

Такая богатая радиация рыб в восточно-африканских озерах смогла возникнуть лишь благодаря исключительному разнообразию последних. Там встречаются озера с глубинами 75–1500 м, с различной геологической историей и возрастом и с различным гидрохимическим режимом – от чисто пресного проточного оз. Виктории, через слабо щелочное оз. Альберт до интенсивно щелочного замкнутого оз. Рудольф. Геология этого района настолько хорошо изучена, что Уортингтон имел возможность подробно выяснить возраст тех или иных озер и

¹² Редкое название оз. Танганьика.

то время, в течение которого эволюция населяющей их ихтиофауны протекала изолированно. Поэтому удалось показать, что интенсивная радиация рыб в этих озерах протекала лишь тогда, когда биологические ниши были еще свободны от конкурентов; позднее вселившиеся виды (из этих же семейств) нашли биологические ниши уже освоенными и не могли дивергировать так, как более ранние вселенцы.

Любопытно, что формирование эндемичной ихтиофауны во многих восточно-африканских озерах, как показал Уортингтон (109), протекало весьма быстро. Так, оз. Виктория и Киога, Эдуард и Джордж существуют 15–20 тыс. лет, а оз. Альберт и Рудольф даже 12 тыс. лет. Однако в первых двух озерах из 111 видов рыб, там обитающих, эндемичны 85 видов, а в оз. Эдуард и Джордж из 38 видов эндемичны 22.

Подобная же интенсивная радиация органических форм, связанная с наличием свободных биологических ниш, известна и для аэриобионтов. Эндемичные Drepanididae Гавайских островов состоят приблизительно из 40 видов, принадлежащих к 20 родам, и происходят, по видимому, от одного занесенного сюда вида вьюрка Тихоокеанского побережья Америки (по мнению некоторых исследователей, от 6–7 видов). Теперь Drepanididae отличается от вьюрков почти неузнаваемо; среди них имеются формы как с клювом, в различной степени серповидно изогнутым, так и с толстым и высоким клювом, напоминающим клюв дубоноса или попугая; здесь есть типичные медососы, насекомоядные и зерноядные формы. По этим признакам любые материковые птицы были бы отнесены к различным семействам. Однако богатая адаптивная радиация Drepanididae связана с тем, что на Гавайских островах было много свободных пространств и биологических ниш; при отсутствии конкурентов и виды одного семейства здесь как бы повторяют те же биологические типы, которые на материке представлены разными семействами (105). Такой же классический пример дает и распространение на Сандвичевых островах наземных моллюсков сем. Achatinellidae; эндемичный род Achatinella распадается там приблизительно на 300 видов, других моллюсков совсем нет (97).

Можно найти еще много примеров, когда в результате образования новых пространств (водоемов тектонического происхождения, островов и т. д.) создавались разнообразные и вместе с тем благоприятные условия для существования различных органических форм, что в свою очередь обеспечивало возможность их интенсивного расхождения в различные биологические ниши и высокой адаптивной радиации.

Аналогичная дивергентная радиация гидробионтов и аэриобионтов при наличии для них свободных пространств, обладающих достаточным разнообразием биологических ниш, служит существенным доказательством того, что последняя является основным стимулом для дифференциации органических форм. Что касается влияния хищников на дивергентную эволюцию, то здесь опять-таки имеется очень много примеров, указывающих на существенность этого биотического момента как для гидробионтов, так и аэриобионтов. Мы уже привели одно из соображений Уортингтона (109, 110) по поводу дивергентной радиации рыб в восточно-африканских озерах. Другим его соображением, объясняющим более интенсивную радиацию рыб в одних озерах по сравнению с другими, является отсутствие или наличие в этих озерах активных хищников. Выше мы уже отмечали исключительно богатую радиацию Cichlidae в оз. Ньяса, Виктория и Киога;

богата радиация этих рыб и в оз. Эдуард и Джордж; из 24 обитающих там видов Cichlidae эндемичных насчитывается 18 видов; кроме того, в оз. Эдуард значительное развитие получили пелагические *Haplochilichthys* из сем. Cyprinodontidae. Однако в оз. Альберт и Рудольф, длительность существования которых также значительная (12 тыс. лет), очень немного эндемичных видов, и даже вполне изолированное оз. Рудольф не дало ничего похожего в смысле радиации. Так, в оз. Альберт из 7 видов Cichlidae насчитывается лишь 2 эндемичных вида, а в оз. Рудольф из 6 видов Cichlidae эндемичны всего 3; не наблюдается в этих озерах радиации и других мирных рыб, что объясняется истребляющей деятельностью крупных и очень активных хищников: нильского окуня рода *Lates* (сем. Serranidae) и рыбы-тигра рода *Hydrocyon* (сем. Characinidae), которых нет в оз. Виктория, Ньясса, Эдуард и Джордж.

Уортингтон считает, что у Cichlidae в течение процесса приспособления от одной среды к другой, например от побережья к открытым водам, появлялись многие несовершенные приспособленные формы; их несовершенство делало их добычей хищников. В нормальных условиях у них мало бы было шансов выжить, но в данной группе озер они уцелели и были способны к размножению благодаря отсутствию хищников.

Тем временем в оз. Альберт и Рудольф под влиянием тех же условий изменились и обитавшие там виды Cichlidae, но наличие хищников действовало как уравнивающий фактор: если новые формы не попадали немедленно в вакантные подходящие ниши, они погибали. Этот фактор сам по себе может в большей мере обуславливать самые крайние вариации, имевшие место в озерах без хищников. Немало существует примеров влияния хищников на эволюцию и наземной фауны. Так, Бакстон (88, 89) отмечает очень большое влияние хищников на эволюцию изолированных сообществ насекомых на тихоокеанских островах; Гаррисон (98) убедительно показывает избирательное истребление птицами и летучими мышами светлых разновидностей бабочки *Oporabia autumnata* в сосновом лесу и темных в березовом. Такое истребление привело к решительному преобладанию темных разновидностей этой бабочки в сосновом лесу и светлых в березовом.

Калабухов (31, 32) указывает на повышение внутривидовой изменчивости у мышевидных грызунов после массового размножения и на огромное элиминирующее влияние хищников, ликвидирующих последствия этих массовых размножений.

Наконец, влияние хищников мы можем очень отчетливо видеть опять-таки на примере островной фауны. Как известно, одна из основных особенностей островной орнитофауны состоит в появлении нелетающих форм в разных группах птиц. В Новой Зеландии водится киви (*Apteryx*), на Галапагосских островах нелетающий баклан (*Nannopterum harrisi*); вымершие нелетающие гигантские гуси (*Chemiornis*) и утки (*Biziura*) жили в Новой Зеландии; здесь же обитает почти нелетающий попугай (*Stringops*) и неспособный к полету хищник *Harporornis*. Из голубей островными формами были знаменитые дронты. Почти утратил способность к полету *Didunculus* (Самоа) и кагу (*Rhinochaetus*), живущий в Новой Каледонии. Почти по летает бекас *Gapella auklandica* с Оклендских островов и цапля *Ardea inciacerphala* с острова Родригез, ныне вымершая. Особенно много нелетающих форм из пастушков. Из 55 родов 25 представляют собой островные формы. Нет сомнения, что нелетающие формы произошли уже на островах от

птиц, хорошо летавших, причем потеря способности к полету произошла, видимо, в связи с отсутствием на островах наземных хищников, прежде всего млекопитающих и, может быть, отчасти змей.

Что такое своеобразное уклонение и глубокая специализация связаны именно с изоляцией от врагов (и может быть, отчасти конкурентов), показывают случаи вселения человеком наземных хищников в места, где их раньше, не было или где они были малочисленны. Такие вселения представляют собой зачастую настоящие катастрофы для островных форм вообще и нелетающих птиц в частности (24). Все эти примеры (которых можно привести еще очень много), несомненно, подтверждают мощное влияние хищников на дивергентную эволюцию.

Как можно было видеть, роль таких биотических факторов, как наличие свободных пространств для расселения, свободных биологических ниш для питания и размножения и влияние хищников, особенно резко проступает именно в изолированных, эндемичных сообществах фауны, таких, каким является и байкальская фауна. Правда, байкаловедами-биологами все эти биотические факторы при суждении об эволюции байкальской эндемичной фауны в сущности еще не принимались во внимание, но Шмальгаузен (78, 79), коснувшись развития байкальской фауны в общем обзоре темпов и факторов эволюции органических форм, с большой глубиной и обоснованностью указал на возможность огромного значения перечисленных выше биотических факторов в формировании байкальской фауны. Некоторые соображения в этом же направлении высказаны и Гексли (99).

Возвращаясь к байкальским *Cottoidei*, прежде всего рассмотрим фактические данные, указывающие на существенное влияние хищников на дивергентную эволюцию байкальских бычков и их батиметрическое распределение; предварительно же мы должны выяснить, какие хищники уничтожают бычков. Среди байкальских эндемичных рыб активных хищников нет; наиболее же активные хищники прибайкальских водоемов таймень (*Hucho taimen* Pall.) и щука (*Esox lucius* L.) имеют в Байкале сравнительно слабое развитие; поэтому может получиться впечатление, что в этом водоеме хищники вообще не имеют особого значения. Однако это не так. Для байкальских *Cottoidei* гораздо более значительными хищниками, нежели таймень и щука, являются: сибирский осетр (*Acipenser baeri* Brandi), байкальские сиги (*Coregonus lavaretus baicalensis* D y b., *C. lavaretus baicalensis natio dybowskii* K rogius и *C. lavaretus pidschian natio bargusini* K rogius), ленок (*Brachymystax lenok* P a l l.). белый я в меньшей мере черный хариусы (*Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* Swetovidov и *T. arcticus baicalensis* D y b., окунь (*Perca fluviatilis* L.), налим (*Lota lota* L.), байкальская нерпа (*Phoca sibirica* G m e l i n) и в значительной мере даже омуль (*Coregonus autumnalis migratorius* Georgi).

Но вопросу о питании обитающего в Байкале осетра опубликованы лишь самые отрывочные данные (35), однако собранные за последнее время Иркутским биолого-географическим институтом (Мишарин и Егоров) и отчасти Байкальской лимнологической станцией материалы более полно характеризуют его пищевой режим. В летнее время, когда осетры держатся в предустьевых пространствах рек, объектами их питания в равной мере служат личинки водных насекомых, моллюски, бокоплавы, бычки (*Cottus kneri*, *C. kessleri* и *C. baicalensis*) и молодь окуня; но по мере удаления от предустьевых пространств во время миграций по Байкалу в их рационе начинают резко преобладать бычки. Исключи-

тельно на питание бычками переходят неполовозрелые осетры в зимний период, когда они спускаются на глубины в 100 м и больше.

По рассказам старых баргузинских рыбаков, промышлявших ранее осетров зимой по ямам в Чивыркуйском и Баргузинском заливах, места их концентрации они определяли исключительно по попаданию бычков в сети; там, где больше улавливалось бычков, надо было искать и осетров; желудки уловленных осетров, по словам рыбаков, были наполнены одними бычками. Если в предустьевых пространствах осетры в основном поедают представителей рода *Cottus* и *Batrachocottus baicalensis*, то в открытых частях Байкала в питании их существенное значение имеют представители рода *Limnocottus*, *Procottus*, *Asprocottus* и другие виды рода *Batrachocottus*; пелагические формы бычков ими поедаются значительно реже.

Теперь, когда запасы осетра в Байкале значительно подорваны, он едва ли может наносить существенный урон *Cottoidei*, но до середины прошлого столетия осетров в Байкале было много, и они безусловно являлись серьезными хищниками. О значении бычков в питании байкальских сигов сообщает Миклашевская (49); согласно ее исследованиям, в пищевом режиме сигов Чивыркуйского залива *Cottosomorphidae* – главный, почти единственный компонент питания.

Производившиеся нами вскрытия желудков сигов, уловленных в 1943–1944 гг. в открытых районах озера тральщиками, также подтвердили исключительную роль бычков в питании этой рыбы. Сиги главным образом уничтожают представителей рода *Cottosomorphus* и в основном молодых особей длиной менее 10 см; однако нередко случаи поедания ими бычков в 12 и даже 13 см. Байкальские сиги безусловно являются хищниками по отношению *Cottosomorphidae*; особенно существенный ущерб они наносят им в зимнее время, когда спускаются на глубины в 150–200 м и совершают на этих глубинах кочевки.

О существенной роли мелководных форм бычков в питании ленка нам любезно сообщил К.И. Мишарин. Особенно большое значение в питании ленка байкальские бычки имеют в зимний период, когда ленки из многих притоков Байкала скатываются на зимовку в озеро.

Как уже выше говорилось, таймень в Байкале малочисленен, в основном он обитает в предустьевых пространствах притоков озера и самих притоках. Однако в желудках всех таймелей, уловленных в Байкале и проходивших через наши руки, неизменно встречались в больших количествах бычки, главным образом из рода *Cottosomorphus*, а также *Cottus kneri* и *C. kessleri*.

В питании белого хариуса, по данным Световидова (02), бычки составляют 60,7 %. Миклашевская (49) подтверждает выводы Световидова, однако отмечает, что в различных районах Байкала удельный вес бычков в питании его несколько различен: так в Чивыркуйском заливе бычки составляют 75 %, а в Малом море лишь 40 %. О значении бычков в питании черного хариуса мнения Световидова и Миклашевской несколько расходятся: по Световидову, черный хариус поедает очень мало бычков, Миклашевская же отмечает, что это справедливо не для всех районов Байкала; в том же Чивыркуйском заливе бычки занимают в пищевом рационе черного хариуса более 20 %. Хариусами поедаются главным образом бычки из рода *Cottosomorphus* и рода *Cottus*. Принимая во внимание распространенность хариуса в Байкале, надо полагать, что обе его формы уничтожают значительные количества *Cottoidei*.

Большое значение имеют бычки в питании окуня (35, 36), истребляющего главным образом донные формы *Cottoidei*. Хищническая роль окуня является безусловно существенной, так как окунь относится к тем представителям общесибирской фауны, которые в настоящее время очень активно внедряются в Байкал. Можно предполагать, что в специфических байкальских условиях в литоральной и сублиторальной зонах ряда районов окунь уже образовал особую байкальскую расу: нами наблюдался нерест окуня в прибрежной полосе открытой части южного Байкала в условиях, мало соответствующих обычным нерестовым площадям этого вида. В питании окуня, всецело перешедшего к обитанию в Байкал, бычки играют главную роль.

По наблюдениям Кожова (35, 36), а также и нашим, в пищевом рационе щук Байкала бычки также занимают существенное место, особенно *Cottus kessleri*. Однако едва ли роль щуки в качестве хищника для бычков очень значительна, так как в основном эта рыба обитает в мелководных лагунах или байкальских сорах, а в открытом Байкале бывает очень непродолжительное время.

Исключительно серьезным хищником для байкальских *Cottoidei* является налим. Согласно обстоятельным исследованиям Базикаловой, изучившей питание налима во всех основных районах Байкала, бычки из рода *Batrachocottus*, *Cottosomphorus* и *Cottus* составляют основу его питания. Значение рыбы в пищевом рационе налима по отдельным районам Байкала колеблется от 43,16 до 99,48 %, в среднем по всем районам 73.63%. Как показали наши исследования, ресурсы налима в Байкале очень велики; он образует здесь особую озерную расу и в некоторые сезоны спускается на глубины до 180 м; поэтому есть все основания предполагать, что налимы уничтожают значительное количество бычков.

Омуля, как выше уже отмечалось, мы не относим к числу безусловных хищников для байкальских бычков, так как поедание им *Cottoidei* носит лишь сезонный характер; в основном истребляются наиболее молодые стадии представителей рода *Cottosomphorus*. Тем не менее во вторую половину лета и осенью желудки омуля, как правило, наполнены молодью *Cottosomphorus*, составляющих нередко до 50 % всей его пищи (35, 51, 82).

Указания на нахождение в желудках омулей мальков донных бычков редки. Мишарин (51) отмечает, что в конце июля в желудках привального омуля в Чивыркуйском заливе им были обнаружены мальки *Cottus kessleri*, составлявшие 30 % всей пищи в весовом отношении. Весной и в первую половину лета в желудках омуля бычков, как правило, не обнаруживается. Зимний пищевой режим омуля изучен крайне слабо. Во вскрывавшихся на Байкальской лимнологической станции желудках в этот период были обнаружены донные и пелагические гаммариды. Однако, по сообщению рыбаков, в желудках омулей, выловленных подо льдом, изредка в значительных количествах встречаются как мальки бычков, так даже и взрослые их формы. Для уточнения роли омуля в уничтожении бычков нужны еще дополнительные исследования, особенно в зимний период.

В заключение необходимо упомянуть байкальского тюленя или нерпу. Как показали исследования Иванова (29, 30), *Cottoidei* являются почти единственным компонентом питания этого животного. Нерпа в первую очередь питается представителями рода *Cottosomphorus*, а затем голомянками (*Somphoridae*); донные виды бычков в желудках нерп встречаются лишь изредка. В настоящее время, когда поголовье нерпы в Байкале значительно уменьшилось, ее роль в уничтожении *Cottoidei*, по-видимому, не особенно велика; но еще недавно, когда бай-

кальской нерпы было много и она распространялась в озере повсеместно, ею истреблялось огромное количество *Cottoidei*.

Подводя итоги, можно сказать, что хотя типичных, широко распространенных в пресных водах палеарктики хищников в Байкале мало, но по отношению к бычкам их вполне заменяют здесь другие рыбы, которые вне Байкала могут считаться даже мирными. К разряду безусловных хищников для байкальских *Cottoidei*, наряду с тайменем и щукой, можно причислить еще осетра, ленка, сига, хариуса, окуня и налима. Чтобы нагляднее оценить элиминирующую роль этих рыб по отношению к бычкам, рассмотрим количественные соотношения *Cottoidei* в Байкале и рыб, их поедающих. Удобнее всего такое сопоставление было бы произвести по данным промысловой статистики, но в настоящее время это сделать невозможно, так как облов бычков на Байкале производится лишь в очень немногих районах и носит зачастую случайный характер. Поэтому мы воспользуемся обоснованными материалами по сырьевым ресурсам и наметаемому на ближайшие годы товарному вылову интересующих нас видов рыб.

Сырьевые ресурсы байкальских бычков в последнее время определялись Байкальской лимнологической станцией на основе многолетних опытных сетных и траловых ловов в различных районах Байкала, а также учета нерестовых площадей. Согласно этим определениям, сырьевые ресурсы до глубин в 200 м равняются 35–40 тыс. центнеров. Мишарин (50) исчисляет их в 40–50 тыс. центнеров, исходя из размеров уничтожения бычков рыбами, их поедающими.

Цифры, полученные нами и Мишариным, вполне сравнимы, и, по-видимому, не будет большой ошибкой, если мы определим в среднем сырьевые ресурсы байкальских *Cottoidei* в 40 тыс. центнеров.

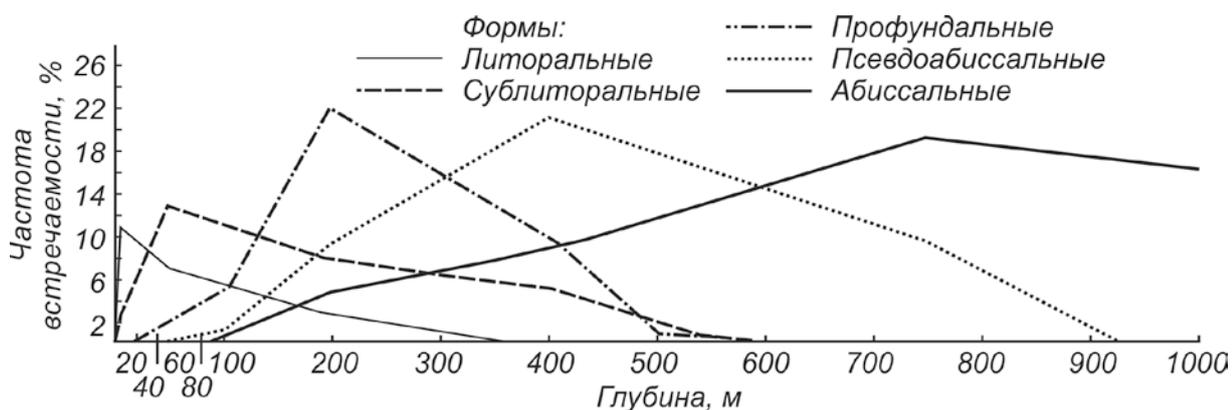
Как выше уже отмечалось, учет сырьевых ресурсов байкальских бычков произведен до глубин в 200 м. Это в еще большей степени дает основание сопоставлять их с запасами рыб, их поедающих, так как последние имеют батиметрическое распространение в Байкале примерно лишь до указанной глубины. О сырьевых ресурсах рыб, поедающих бычков, можно судить по цифрам предполагаемого товарного их вылова в ближайшие годы, полученным на основе научно-промысловых исследований Байкальской лимнологической станции и Биолого-географического института Иркутского университета, а также многолетней статистики уловов Кожиным (33).

Возможный товарный вылов интересующих нас рыб на ближайшие годы представляется в следующем виде (в центнерах): осетр – 200, таймень и ленок – 300, сиг – 2500, хариус – 5000, окунь – 10 000, щука – 5000 и налим – 5000. Следовательно, общий товарный вылов рыб, поедающих бычков, составляет 28 000 центнеров, а отношение количества этих рыб к ресурсам *Cottoidei* выразится 1:1,4. Такое соотношение исключительно велико и в небольших озерах могло бы привести к значительному истреблению мирных рыб. Так, например, по данным Березовского (1936), в сибирских водоемах и большинстве олиготрофных озер отношение ресурсов хищных рыб к запасам мирных вообще не превышает 1:4, в озерах же Ленинградской области и Карело-Финской ССР, по исследованиям Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, обычно наблюдается сокращение запасов мирных рыб за счет хищников, если отношение хищных рыб к мирным превышает 1 : 3.

В отношении 1:1,4 для хищников и бычков на Байкале учтены лишь, те виды хищников, которые являются постоянными потребителями бычков; но, как

выше отмечалось, кроме этих видов, бычки истребляются также нерпой и омулем. Учесть в настоящее время истребляющую роль нерпы, к сожалению, не представляется возможным. Байкальский омуль составляет примерно 60 тыс. центнеров товарного вылова. Поэтому, если даже только четвертая часть его кормится за счет бычков (т. е. в количестве 15 тыс. центнеров), то и в этом случае суммарное отношение рыб, истребляющих бычков, к самим бычкам возрастет до 1 : 1, т. е. выразится таким отношением, при котором едва ли можно сомневаться в наличии существенного влияния хищников на мирных рыб.

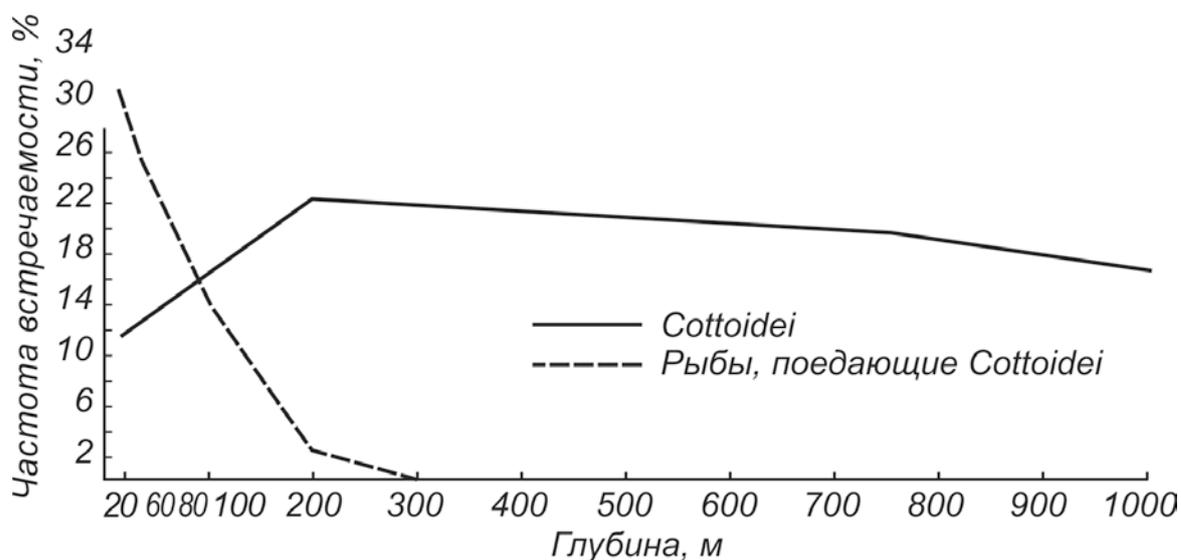
Однако, если все приведенные выше доводы достаточно убедительны для доказательства наличия в Байкале больших количеств рыбного населения, питающегося в основном бычками, то есть ли у нас основания считать, что этот фактор существенно отражается на понижении дивергентной радиации у бычков, обитающих в сфере распространения рыб, их уничтожающих? Не сказывается ли влияние этих рыб только на количественном уменьшении бычков, но не на их качественном составе?



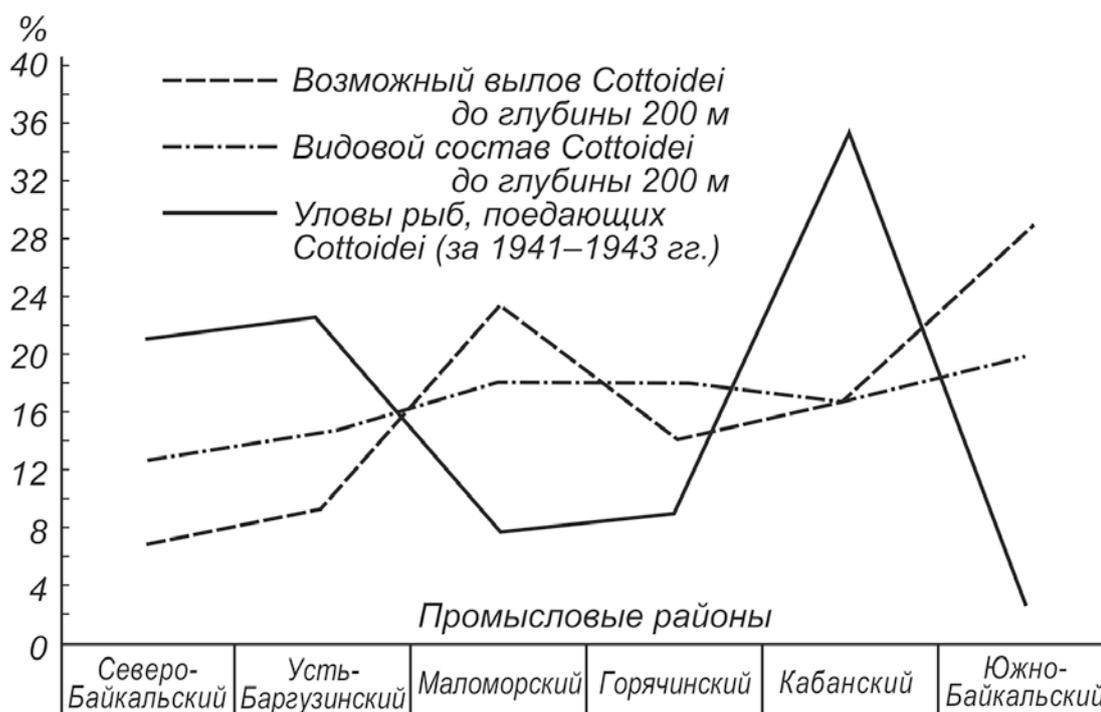
Фиг. 1. Батиметрический профиль качественного состава байкальских *Cottoidei*.

Убедительное подтверждение высказанным нами взглядам дает сопоставление (фиг. 2) вертикального и горизонтального распределения в Байкале бычков и рыб, их поедающих. При сопоставлении батиметрических профилей байкальских *Cottoidei* и осетра, тайменя, ленка, сига, хариуса, окуня, щуки и налима по частоте их встречаемости на разных глубинах можно видеть, что в максимальных количествах рыбы, поедающие бычков, встречаются в Байкале на глубинах, где бычков в видовом отношении встречается меньше всего; наоборот, на глубинах около 200 м, где рыбы, поедающие бычков, представлены в минимальных количествах, наблюдается наибольший расцвет фауны байкальских *Cottoidei*. Если при этом мы обратимся к графику фиг. 1, характеризующему батиметрический профиль качественного состава байкальских *Cottoidei*, то увидим, что по существу все глубинные формы байкальских бычков (профундальные, псевдоабиссальные и абиссальные) окончательно еще не оторвались от мелководной зоны Байкала, но создается впечатление что в области малых глубин встречаемость этих форм как бы насильственно, под влиянием внешних причин, уменьшена.

Не менее наглядным примером являются и количественное и качественное соотношения *Cottoidei* и рыб, их поедающих, по промысловым районам Байкала (фиг. 3).



Фиг. 2. Батиметрические профили байкальских Cottoidei и рыб, их поедающих.



Фиг. 3. Количественное и качественное соотношения Cottoidei и рыб, их поедающих, по промысловым районам Байкала.

Для выяснения горизонтального распределения отдельных видов бычков по промысловым районам озера использованы многолетние сборы Байкальской лимнологической станции, количества их по промысловым районам вычислены по материалам научно-промысловых исследований станции, проводившихся главным образом в годы Великой Отечественной войны для нужд рыбной промышленности. Для выяснения распределения в Байкале рыб, поедающих бычков, использованы данные промысловой статистики Байкалрыбвода за 1941–1943 гг., причем учитывались уловы осетра, тайменя, ленка, сига, хариуса, окуня, щуки и налима. Как видно из графика, наблюдается совершенно очевидный параллелизм между количественным и качественным соотношениями бычков по промысловым районам Байкала, тогда как уловы рыб, поедающих бычков (вме-

сте с тем характеризующие густоту населения этих рыб в тех или иных промысловых районах Байкала), находятся в обратной пропорциональности количественному и качественному составу бычков. Некоторое расхождение наблюдается лишь для Кабанского промыслового района, что объясняется тем, что в этом районе большое количество щуки и окуня вылавливается в дельте р. Селенги, где они кормятся в основном частиковыми породами рыб. Едва ли приходится сомневаться, что наблюдающаяся зависимость между распространением по промысловым районам Байкала бычков и рыб, их поедающих, не случайна. Совершенно очевидно, что численность рыб, поедающих бычков, отражается как на количественном, так и на качественном составе самих бычков, причем это влияние, по-видимому, сказывается в течение непродолжительного времени, во всяком случае такого периода, в течение которого наблюдающееся в настоящее время горизонтальное распределение в Байкале рыб, поедающих бычков, уже существовало.

Отметим также, что из байкальских *Cottoidei* наибольшему уничтожению подвергаются представители рода *Cottocomephorus*; оказывается, что эти пелагические бычки вместе с тем обладают и наименьшей внутривидовой изменчивостью.

Приведенных доводов, как мы полагаем, вполне достаточно для того, чтобы убедиться в большом значении такого биотического фактора, как наличие хищников для дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*.

По-видимому, формообразование и предшествующая ей внутривидовая изменчивость в равной степени свойственны байкальским *Cottoidei*, обитающим как в глубинных зонах, так и на мелководье Байкала. Однако у мелководных форм в процессе приспособления к различным биологическим нишам появлялись многие несовершенные формы, и их недостаточная адаптированность была поводом к уничтожению их бычковыми хищниками в первую очередь. Таким образом, на мелководье у них было мало шансов выжить, но в глубинных зонах они уцелели и могли размножаться благодаря отсутствию там хищников. Дальнейшей радиации бычков в глубинной зоне способствовало свободное размножение и интенсивная взаимная конкуренция, как одни из важнейших факторов дарвиновского расхождения признаков (79). Однако эта радиация достаточно прогрессивна лишь при наличии свободных биологических ниш. Наличие свободных пространств для расселения и свободных биологических ниш для питания и размножения в глубинной зоне Байкала является также существенным биотическим фактором в радиации байкальских *Cottoidei*. Доказательством этому могут быть вновь открытые нами виды бычков из района Ушканьих островов: в этом исключительно своеобразном районе было обнаружено два новых вида *Cottoidei* – *Batrachocottus ushkani* nov. sp. (Taliev in man.), *Cottus insularis* nov. sp. (Taliev in man.)

Как показали наши морфологические исследования, *B. ushkani* – высоко специализированный представитель рода *Batrachocottus*; он, очевидно, происходит от поднимающегося на меньшие глубины в районе Ушканьих островов *B. multiradiatus*. Возникновение островной формы рода *Batrachocottus*, по-видимому, связано с отсутствием в этом районе *B. baicalensis*; во всяком случае *B. ushkani* занимает здесь его биологическую нишу и, надо полагать, чисто конвергентно приобретает некоторое сходство с ним. *Cottus insularis*, совершенно очевидно, является производным *C. kneri*; этот вид – также высоко специализированный,

он, повидимому, является молодой формой, возникшей на Ушканьих островах в связи с появлением здесь совершенно своеобразной биологической ниши, отсутствующей где-либо в других районах Байкала.

Такой своеобразной биологической нишей для *C. insularis* на Ушканьих островах служат высококормные пространства, заполненные водой под крупными камнями, складывающимися берег, различные впадины в мягких известковых породах, образующих значительную часть Ушканьих островов, и, наконец, мелководные небольшие лагуны, являющиеся опустившимися участками берега. В таких лагунах дно чисто каменистое и *C. insularis* хорошо защищены от действия сильного прибоя каменными грядами. Мы находили их, разбирая камни на сухом участке берега, иногда в 1–1,5 м от уреза воды, где они обитают в открывшихся, заполненных водой пространствах совместно с большим количеством прибрежных бокоплавов. Глубже 1 м *C. insularis* нами обнаружен не был, очевидно это – типичная литоральная форма, обитающая в летнее время на глубинах, зачастую но превышающих нескольких сантиметров. Однако в районе Ушканьих островов даже на таких глубинах всегда наблюдаются низкие температуры воды, тогда как на «материковом берегу» на тех же глубинах вода в летнее время прогревается.

Ушканьи острова образовались на Байкале уже в четвертичное время, во всяком случае не ранее ледникового периода (21); тем не менее благодаря отсутствию на этих островах многих широко распространенных к Байкале эндемичных видов (а следовательно, и появлению вакантных биологических ниш) здесь возникали, наряду с сохранившимися более древними видами, собственные эндемичные формы, дающие основание выделять район Ушканьих островов в особую зоогеографическую провинцию Байкала (28).

Как *V. ushkani*, так и *C. insularis* нельзя считать формами древними, поэтому их возникновение обусловлено исключительно появлением на Ушканьих островах вакантных биологических ниш. Особенно замечательна при этом радиация *C. kneri*. Этот вид довольно активен; кроме своего повсеместного распространения в Байкале, он проник в систему р. Селенги, Нижн. Ангару, Енисей и даже Нижн. Тунгуску; однако везде он очень стеснен зачастую сопутствующим ему *C. kessleri*, *V. baicalensis* (в Байкале) и *C. sibiricus* (в реках). Вследствие этого, а также, возможно, и в связи с высокой его потребляемостью хищниками, *C. kneri* везде удивительно стабилен. Однако в районе Ушканьих островов он оказался доминирующей формой, и при наличии вновь появившейся биологической ниши, вполне защищенной от хищников, он очень быстро и прогрессивно эволюционировал.

Таким образом, приведенный пример, с одной стороны, указывает на большое значение фактора свободных биологических ниш для прогрессивной радиации байкальских *Cottoidei*, с другой – он еще раз подтверждает наше мнение о возможности недавнего формирования новых видов у байкальских бычков.

Таким образом, и при радиации *Cottoidei* в глубинных зонах Байкала значение свободных пространств и биологических ниш, надо полагать, так же имело существенное значение. При наличии в глубинной области Байкала значительного разнообразия грунтов и рельефа дна, состоящего из отдельных нескольких котловин, отграниченных друг от друга подводными хребтами, мы имеем здесь и целый ряд разнообразнейших биотопов, населенных как донными, так и батипелагическими формами беспозвоночных животных. Это разнообразие биотопов

в свою очередь служит достаточным основанием для предположения о наличии в этой области и разнообразия биологических ниш.

Во всяком случае наличие среди глубоководных байкальских Cottoidei значительного количества достаточно резко адаптированных к разнообразным условиям обитания видов подтверждает наше предположение. Наряду с такими типично донными видами, как *Cottinella boulengeri* и *Abyssocottus werestschagini*, питающимися главным образом растительными и животными остатками, поступающими из верхних слоев воды, мы здесь находим несомненные батипелагические формы, питающиеся соответствующими видами бокоплавов; это – *Limnocottus bergianus* и *Batrachocottus multiradiatus*. Приспособление к придонному плаванию у этих видов шло разными путями. *Limnocottus bergianus* приобрел подвижность главным образом путем удлинения хвостовой части туловища (благодаря увеличению в этой области количества позвонков) и змеевидным движениям тела; *Batrachocottus multiradiatus* получил активность в основном за счет развития грудного и хвостового плавников, т. е. пошел по пути освоения пелагической зоны представителями рода *Cottocomephorus*.

По иному освоили илистые грунты *Abyssocottus gibbosus*, *Limnocottus godlewskii* и *Abyssocottus korotneffi*: первая форма в условиях аквариума зарывается в грунт волнообразными ритмическими движениями; для двух других характерно быстрое скольжение по поверхности дна при помощи змеевидных движений. *Abyssocottus gibbosus* свойственно, полужарывшись в ил, поджидать добычу и своим большим ртом схватывать все, к нему подплывающее; *L. godlewskii* и *A. korotneffi*, невидимому, активно выискивают добычу и, кроме того, утинообразным рылом роются в иле и ловят многочисленных в абиссали Байкала амфипод. В соответствии с образом жизни этих бычков у них наблюдаются и изменения в скелете туловища, выражающиеся главным образом в уменьшении числа позвонков.

По иному получил возможность охотиться за подвижными формами па илистых грунтах *Batrachocottus baicalensis pachytus* nov. subsp. Благодаря произошедшим у этого бычка изменениям в грудных плавниках, выражающимся в удлинении их основания и в обособлении трех первых лучей (подобно тому, как это наблюдается у *Trigla*), он имеет возможность буквально «ходить» по илистым грунтам, а следовательно, и охотиться за более активными формами.

Совершенно другую биологическую нишу занимает *Batrachocottus nikolskii*. Этот вид встречается преимущественно на каменистых грунтах, и в аквариуме он забивается в узкие щели, между лежащими на дне камнями. Надо полагать, что *B. nikolskii* приспособлен к скалистым участкам глубинной области Байкала, где он, подобно мелководному *B. baicalensis*, лежит в укрытии камней и поджидает добычу. Даже встречающиеся зачастую совместно две относительно малоподвижные формы *Asprocottus herzensteini* и *Limnocottus pallidus* nov. sp. при более детальном их изучении оказались представителями различных биологических ниш: первый вид поедает донных амфипод, а второй в значительной мере питается детритом.

Приведенные примеры характеризуют все разнообразие биологических ниш глубинной области Байкала, способствовавших разнообразию адаптивной радиации у Cottoidei. Нет сомнения, что многие биологические ниши бычками полностью еще не используются и освоение этих свободных пространств продолжается. Доказательством тому служат приведенные выше материалы био-

метрической обработки (табл. 2), указывающие на интенсивную внутривидовую изменчивость у глубинных *Cottoidei*. Благодаря отсутствию в глубинных зонах Байкала рыб, в массовых количествах поедающих бычков, все эти изменяющиеся особи, еще не вполне приспособившиеся к новым биологическим нишам, здесь не подвергаются элиминации под влиянием хищников, но под влиянием взаимной конкуренции они быстро и прогрессивно эволюционируют.

Доводом в пользу интенсивной радиации *Cottoidei* в глубинной зоне именно в последние эпохи служит также и то обстоятельство, что столь бурное формообразование бычков могло происходить лишь на базе достаточно высокой биологической продуктивности этой области. По данным Кожова (38), глубины в 250–500 м на Байкале в некоторых районах дают продуктивность в 110 и даже 500 кг/га. Однако среднюю продуктивность для этих глубин он считает ориентировочно равной 10–20 кг/га. Он отмечает также, что если сопоставить животную биомассу больших глубин Байкала с биомассой мелких озер Восточной Сибири, то мы придем к парадоксальному выводу: продуктивность этой области Байкала превышает биомассу большинства обычных мелководных, хорошо прогреваемых озер даже летом, в период максимального расцвета жизни. При этом он подчеркивает, что биомасса обычных озер Сибири подвержена крупным сезонным изменениям и зимой она много ниже, чем летом и весной, тогда как в Байкале резких сезонных изменений биомассы не наблюдается. Проводящиеся в настоящее время на Байкальской лимнологической станции Р.С. Деньгиной исследования биологической продуктивности Байкала до максимальных глубин уже показали, что цифры Кожова для больших глубин даже занижены.

Таким образом, совершенно очевидно, что в настоящее время в области больших глубин Байкала для обитающих там *Cottoidei* и со стороны пищевых ресурсов имеются все условия для интенсивной, прогрессивной эволюции.

Безусловно, уже высокой должна была быть животная биомасса больших глубин Байкала и к тому периоду, когда в этом озере появились ограничения для дивергентной эволюции *Cottoidei* на малых глубинах со стороны бычковых хищников. Этот период уже начался в ледниковое время, с момента проникновения в Байкал нерпы, ряда лососевых рыб и, очевидно, налима (9, 19, 65), и усилился с дальнейшим вселением сюда щуки, окуня и других рыб, поедающих бычков. Таким образом, преимущество в численности форм у байкальских *Cottoidei* в глубинной области Байкала, очевидно, произошло лишь с ледникового времени; относить его к более ранним эпохам нет никакого основания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из замечательных особенностей байкальских *Cottoidei* является их резко выраженная батифильность. В то время как вертикальные профили других эврибатных групп байкальской эндемичной фауны соответствуют общему батиметрическому распределению преобладающего большинства фауны морей и океанов, при котором качественный состав животных уменьшается с глубиной, у байкальских *Cottoidei*, наоборот, к мелководным зонам приурочено наименьшее число видов и разновидностей и гораздо богаче их качественный состав на глубинах ниже 200 м.

Наряду с этим батифильные виды байкальских бычков обладают очень высокой внутривидовой изменчивостью, тогда как их мелководные формы более

стабильны. Последняя особенность дает основание предполагать, что, по-видимому, в глубинных зонах Байкала бычки не находятся в условиях пессимума, а, наоборот, до сих пор активно расщепляются. Перечисляя абиотические факторы, которые могли бы а priori в какой-то мере повлиять на переход бычков в глубинные зоны или содействовать увеличению у них в этих зонах радиации, мы не находим ни одного из них, реальность воздействия которого в этом направлении была бы очевидной.

Сопоставление экологических, биогеографических и иных данных показывает, что основные факторы, породившие своеобразие батиметрического распределения байкальских бычков и усиленную радиацию среди батифильных форм, были биотическими. Наличие свободных пространств для расселения и свободных биологических ниш для пропитания и размножения и наряду с этим отсутствие или резкое уменьшение элиминации хищниками вновь возникающих, но еще не вполне адаптированных к вакантным нишам форм в сочетании со взаимной конкуренцией, – вот те биотические факторы, которые сыграли решающую роль в своеобразном распределении байкальских бычков по глубинам, а также в их дивергентной эволюции. Значение свободных пространств и биологических ниш для дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* подтверждается совершенно конкретными примерами становления новых видов в районе Ушканьих островов на Байкале и разнообразной адаптированной специализацией глубоководных видов бычков. Влияние хищников на радиацию байкальских *Cottoidei* ясно видно при сопоставлении горизонтального и вертикального распределения и количественном и качественном отношении байкальских бычков, с одной стороны, и рыб, их уничтожающих, с другой.

Ведущая роль биотических факторов для дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* находится в полном соответствии со значением этих факторов для радиации эндемичной фауны и в других водоемах, расположенных в тектонических котловинах (110), а также в условиях островных очагов формообразования (78, 79).

Произведенные исследования позволяют также сделать некоторые выводы и о сроках, в течение которых могла формироваться байкальская фауна *Cottoidei*, особенно ее батифильные представители.

Вопреки укоренившемуся мнению о древности байкальской эндемичной фауны вообще и глубоководной в частности (19, 24), из результатов наших исследований вытекает, что фауна *Cottoidei* в глубинных зонах Байкала могла развиться лишь после окончательного сформирования максимальных глубин в этом озере и уже после заселения их фауной беспозвоночных, являющихся кормовой базой для бычков. Возможность становления большей части батифильных форм байкальских *Cottoidei* только за это время подтверждается, прежде всего тем, что до появления первых хищников на Байкале, произошедшего не ранее ледникового периода, вертикальное распределение *Cottoidei* должно было соответствовать характеру батиметрического распределения других групп эндемичной фауны, т. е. наибольшее число видов должно было обитать в мелководных зонах, в глубинной же области несколько меньше. Но если исходить даже из современного числа видов и разновидностей *Cottoidei*, обитающих в литоральной и сублиторальной зонах Байкала, то в двух глубинных зонах этого озера (псевдоабиссальной и абиссальной) в то время могло существовать не свыше 4–5 форм, т. о. о каком-либо комплексе батифильной фауны *Cottoidei* не могло быть и речи. Вы-

теснение же позднее хищниками в глубинные зоны Байкала уже сформированной фауны Cottoidei также мало вероятно, так как в этом случае мы не наблюдали бы в батиали того поразительного количества переходных форм между отдельными батифильными видами бычков, которые сейчас там обитают, и не имели бы также и столь высокой внутривидовой изменчивости, о которой говорилось выше.

Предполагаемое время становления фауны Cottoidei в Байкале не будет слишком коротким по сравнению со сроками, в течение которых формировалась еще более богатая фауна в других эндемических очагах, например в восточно-африканских озерах тектонического происхождения, где за период не свыше 15–20 тыс. лет в некоторых озерах (Виктория и Киога) радиация рыб, главным образом из сем. Cichlidae, выразилась в 85 видов (109). Наконец, если определяемый нами период становления байкальских Cottoidei сопоставить со сроками становления иных групп Cottoidei, о возрасте которых можно судить на основании палеонтологических данных, то и в этом случае мы получим вполне сравнимые величины. Таким образом, мы полагаем, что в настоящее время имеется уже достаточно оснований утверждать, что фауна Cottoidei Байкала (в которой большинство видов и разновидностей представлено батифильными формами) вообще формировалась исключительно в течение четвертичного времени и в большей мере даже в послеледниковое время.

Так как Cottoidei в эндемичной фауне Байкала, как известно, имеют большой удельный вес (если не по числу видов, то, во всяком случае, по степени освоения всех наиболее характерных биологических ниш), было бы односторонне рассматривать эволюцию этой группы совершенно изолированно, вне зависимости от истории развития эндемичной фауны Байкала вообще.

Посмотрим, насколько наши заключения могут быть приложимы к другим группам этой фауны.

Несмотря на многочисленные работы байкаловедов-биологов о происхождении и истории байкальской эндемичной фауны, мы не можем подвергнуть наши выводы разностороннему критическому сравнению с мнением других исследователей. Если мы внимательно просмотрим всю эту литературу, то мы не найдем в ней высказываний по интересующим нас вопросам. Объясняется это тем, что проблема происхождения и истории байкальской эндемичной фауны в сущности была сведена лишь к вопросу об ее морском или пресноводном происхождении; в результате этого сторонниками как той, так и другой гипотезы изучалась в основном не эндемичная, а реликтовая фауна озера. В самом деле, в подавляющем числе работ все огромное многообразие форм в той или иной группе байкальской фауны изучалось в достаточной мере формально, лишь с систематической стороны; упор был сделан лишь на те формы, которые могли представлять интерес для выводов о древнем морском или пресноводном происхождении этой группы или фауны Байкала в целом.

Следствием повышенного интереса к исходным формам, а не к фауне в целом явилось и то, что при выяснении, например, причин, обуславливающих своеобразие байкальской фауны, байкаловедов-биологов в первую очередь интересовали факторы, способствовавшие не формированию этой фауны, а сохранению ее древних элементов. Точно так же и при освещении вопроса о темпах эволюции байкальской эндемичной фауны во главу угла ставились не сами темпы этой эволюции, а вопрос о том, насколько они могут быть увязаны со сроками

существования того гипотетического водоема, из которого, по мнению того или иного исследователя, могла вести начало байкальская эндемичная фауна. Именно поэтому для Байкала, прежде всего, доказывалась древность существования водного населения в ряде преемственно связанных между собой водоемов, конечным звеном развития которых является современный Байкал, стабильность среды в этом озере, исключительное значение роли изоляции (вызванной наличием воды аномальной плотности или иными факторами) и пр.

В подтверждение того, что в теоретических выводах байкаловедов-биологов эндемичная фауна Байкала была подменена реликтовой фауной, отметим, что даже в учебных руководствах о Байкале стали писать не как об эндемическом очаге формообразования, а как о коллекторе реликтовых форм (14, 17).

Однако можно ли рассматривать байкальскую эндемичную фауну как реликтовую? С нашей точки зрения это совершенно неправильно. По самым смелым подсчетам среди байкальской эндемичной фауны по всем группам животных древних форм может оказаться не свыше 35–40 видов, тогда как эндемичных, являющихся несомненными аутохтонами для Байкала, в настоящее время насчитывается около 1100. Если, например, по рыбам Байкальскую зоогеографическую подобласть сопоставить со Средиземноморской подобластью, то Средиземноморье с таким же основанием можно считать убежищем для реликтовых форм верхнетретичной фауны; в таком же положении в смысле реликтовых форм оказывается и бассейн р. Миссисипи. Амурская же (Манчжурская) переходная область имеет еще больше реликтовых форм, нежели Средиземноморье и бассейн р. Миссисипи. Однако мы не считали бы правильным называть Амурскую (Манчжурскую) область не переходной, а реликтовой или же делать приставку «реликтовая» к Средиземноморской подобласти. Добавим к этому, что древность даже и немногочисленных представителей байкальской фауны требует дальнейших доказательств. Как совершенно справедливо отметил Верещагин (18), находка в скважине глубокого бурения на восточном берегу Байкала в нижних слоях, якобы дошедших до верхнетретичных отложений, спикул современных видов *Lubomirskiidae* – в сущности единственное фактическое доказательство древности байкальской фауны.

Однако В.А. Петров¹ отрицает третичный возраст этой скважины; он считает, что она прошла лишь четвертичные отложения. Кроме *Lubomirskiidae* в ископаемом состоянии, из представителей байкальской эндемичной фауны известны также моллюски. Сравнительно недавно была предпринята попытка идентифицировать юрско-меловых моллюсков из пресноводных отложений Забайкалья с современными байкальскими видами. Однако, как отмечает сам автор (59), это сделано на основании очень плохо сохранившегося материала, и, кроме того, как показали позднейшие исследования Мартинсона (1947), например, мезозойских *Micromelaniidae* не только нельзя идентифицировать с современными эндемичными видами *Baicalia*, но они даже не могут быть включены в этот байкальский род, и для них поэтому был установлен новый род – *Probaicalia* Mazlison. Байкальская малакофауна из третичных отложений восточного побережья Байкала в районе р. Половинки, как выяснилось в последнее время, относилась к нижнетретичному времени совершенно неправильно; в лучшем случае ее возраст – верхнеплиоценовый (45).

Вот в сущности и весь палеонтологический документальный материал, который может с несомненностью говорить о древности некоторых пред-

ставителей байкальской эндемичной фауны. Древность же других форм в большинстве случаев устанавливалась лишь на основании чисто внешних систематических признаков. Безусловно, ошибки здесь вполне возможны. Так, например, по данным Михаэльсена (104), очень древние черты присущи байкальским *Oligochaeta*, однако В.В. Изосимов (in litt.) подвергший в последнее время байкальских олигохет детальной морфологической переработке, считает, что эта группа в целом молодая. Точно так же байкальские ручейники считались очень древней и примитивной группой (103), а по новейшим исследованиям И.М. Леванидовой (in litt.) это мнение совершенно не основательно.^{13 14}

Таким образом, мы видим, что по целому ряду причин нет никаких оснований расценивать байкальскую эндемичную фауну как реликтовую, а в первую очередь должно считать ее эндемичной. Отсюда естественен вывод, что те абиотические факторы и сроки становления байкальской фауны, которые выдвигались раньше для объяснения эволюции в основном реликтовой, а не эндемичной байкальской фауны, ни в какой мере не разъясняют интересующих нас вопросов.

Есть, однако, несколько работ, в которых освещаются вопросы о причинах и темпах эволюции байкальской фауны с позиций ее эндемичных, а не реликтовых особенностей и вне зависимости от вопроса морского или пресноводного ее происхождения. Это – исключительно обстоятельные высказывания Шмальгаузена (78, 79), некоторые соображения Гексли (99) по поводу причин дивергентной радиации байкальской эндемичной фауны, а также заключение Дорогостайского (28) о темпах ее эволюции. Шмальгаузен (l. c.) пишет совершенно определенно, что факторы свободного пространства и свободных экологических ниш и отсутствие элиминации хищниками или выработка защитных мероприятий от них в сочетании со свободной индивидуальной конкуренцией явились решающими моментами в радиации байкальской эндемичной фауны. Гексли (l. c.) отмечает также основное значение свободных биологических (или экобиотических по его терминологии) ниш в дивергентной эволюции байкальских эндемиков. Таким образом, оба эти замечания, касающиеся байкальской эндемичной фауны в целом, вполне подтверждают наши соображения о причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*.

Дорогостайский (l. c.) в сущности является единственным байкаловедом, высказавшим свою точку зрения на темпы эволюции байкальской эндемичной фауны не с позиций ее морского или пресноводного происхождения, а исходя из вертикального и горизонтального ее распределения и ее морфологических и экологических особенностей. Он полагает, что нет оснований считать байкальских эндемиков древней реликтовой фауной, так как если в водоемах, бывших на месте Байкала до ледникового периода, и была пышно развита третичная теплолюбивая фауна, то в ледниковое время она должна была погибнуть. Современная же байкальская эндемичная фауна, по мнению Дорогостайского, хотя, возможно, и происходит из немногочисленных форм этой третичной фауны, но в целом она совсем молодая, развившаяся лишь в послеледниковое время и сейчас еще не закончившая своего формирования.

¹³ Пользуюсь случаем принести искреннюю благодарность В.А. Петрову за сообщение этих, еще не опубликованных им данных.

¹⁴ Пользуюсь случаем принести искреннюю благодарность В.В. Изосимову и И.М. Леванидовой за сообщение этих интересных данных до их опубликования.

Мы не будем касаться причин, которыми объясняет Дорогостайский быстрые темпы эволюции байкальской эндемичной фауны, отметим лишь, что принимаемые нами темпы эволюции байкальских Cottoidei он считает реальными и для байкальской эндемичной фауны в целом.

Таким образом, если считать Байкал не коллектором реликтовых форм, а эндемическим очагом формообразования, то, очевидно, наше мнение о причинах и темпах дивергентной эволюции байкальских Cottoidei вполне может быть распространено и на байкальскую эндемичную фауну в целом. Более того, нам кажется, что факт признания Байкала только эндемическим очагом формообразования уже сам по себе указывает на неизбежность для его фауны лишь ускоренных темпов эволюционных преобразований и ведущей роли в этих преобразованиях факторов биотического порядка.

Попытаемся это доказать. Как уже отмечалось, Шмальгаузен (78, 79) показал, что темпы эволюции органических форм далеко не равномерны. Он неоднократно отмечает, что ускоренные эволюционные изменения особенно характерны для органических форм, попадающих в свободные пространства, возникшие в связи с образованием новых островов или новых континентальных водоемов. Хотя Шмальгаузен и не дает описания особенностей этих новых континентальных водоемов, но он везде неизменно отмечает, что это озера, заполняющие котловины тектонического происхождения. Безусловно, этому ученому, разбиравшему эволюцию органических форм в целом, невозможно было вдаваться в подробную характеристику водоемов, заполняющих тектонические котловины, но мы полагаем, что именно в происхождении этих водоемов и кроются те исходные причины, которые дают толчок расцвету здесь только эндемичной фауны и ограничивают ее рамками лишь ускоренных темпов эволюционного преобразования.

В самом деле, что представляют собой подобные водоемы в историческом аспекте? Для понимания этого обратимся к результатам палеобиологического изучения замкнутых третичных водоемов в районе Понто-Каспия (41). Хотя эти водоемы были солоноватоводными озерами, населенными фауной заведомо морского происхождения и изредка пополнявшимися из черноморского или паннонского морских бассейнов, но для интересующего нас вопроса это не имеет значения, ибо эти водоемы изучались Колесниковым лишь как замкнутые изолированные системы, жизнь которых была неразрывно связана с движениями земной коры, главным образом в области Кавказа, а фауна их в новых условиях существования проходила за это время своеобразную переработку и в большой мере была эндемичной для этих бассейнов.

По Колесникову, такие замкнутые водоемы представляют собой как бы небольшие естественные лаборатории, где в усиленных темпах совершались то же процессы, что и в океанах и морях, но где требовались для них несоизмеримо меньшие отрезки времени. Эти замкнутые водоемы были очень чувствительны ко всяким переменам физико-географических условий, в особенности к движениям земной коры. В эпохи усиления движения земной коры (например, между сарматом и мэотисом, нижним и верхним плиоценом и т. д.) водоемы начинали регрессировать, их режим изменялся, что в свою очередь отражалось на фауне, которая очень чутко реагировала на всякие перемены условий обитания. В эти эпохи фауна, не выдерживая резких изменений среды, частично (верхний акча-

гыл и верхний апшерон) или полностью (верхний сармат и балахонский ярус) вымирала.

В следовавшие за этим более спокойные эпохи фауна, наоборот, начинала усиленно дивергировать и за очень короткий срок каждый вид превращался в группу форм, настолько отличающихся друг от друга, что если подходить к их систематике чисто описательно, то почти каждую особь пришлось бы описывать как новый вид или, в лучшем случае, как новую разновидность (бакинский ярус и пр.). В наиболее спокойные эпохи имели место трансгрессии этих замкнутых водоемов; в эти периоды фауна была очень обильная, но изменчивость ее резко снижалась (средний сармат, средний апшерон). Наконец, если эпохи слабых движений земной коры удерживались в течение длительного времени и режим водоемов стабилизировался, развитие фауны начинало идти в несколько ином направлении, а именно: часть видов чрезвычайно богато развивалась в количественном отношении, другие же виды, наоборот, начинали вымирать (верхний апшерон).

Отмеченное Колесниковым (41) удивительное сходство закономерностей развития фауны в замкнутых водоемах с аналогичными процессами, протекавшими в морях и океанах, действительно невольно бросается в глаза. Вспомним для этого хотя бы самые общие закономерности эволюции органического мира, протекавшие более или менее одновременно как на суше, так и в воде.

Деление геологической истории земли основано на фактах резкой смены растительного и животного мира на гранях геологических эпох. Уже твердо установлено, что переходные в истории органического мира эпохи характеризуются резким усилением движения земной коры. Можно отметить в истории земной коры три такие крупнейшие орогенетические эпохи – каледонскую, варисцийскую и альпийскую, когда с горообразовательными процессами были связаны смена климатов и растительности на суше, изменение физико-географических условий в морях и океанах, массовое вымирание ранее процветавших групп животных, а вслед за этим выдвигание новых групп, до того времени игравших незаметную роль, отчасти ютившихся на месте, отчасти являвшихся иммигрантами из смежных областей (43, 61, 78, 79).

Особенно удивительны в эти эпохи стремительные темпы, с которыми вновь выдвинувшиеся на жизненную арену группы организмов захватывали свободные пространства. Здесь поражает не только многообразие вновь возникших форм, но и масштаб эволюционных преобразований (78, 79). В самом деле, разве не являются в замкнутых бассейнах Понто-Каспия, например, эпохи верхнего сармата или балахонского яруса, характеризующиеся наиболее интенсивным движением земной коры и полным вымиранием в это время ранее богато развитых форм моллюсков, некоторым, хотя бы и слабым подобием орогенетических эпох, в которые горообразовательные процессы сопровождалось изменением климатов и массовым вымиранием ранее процветавших групп животных? Опять-таки, разве не сопоставимы те более спокойные эпохи в жизни замкнутых водоемов Понто-Каспия, когда выжившие остатки фауны начинали усиленно дивергировать, с теми периодами в жизни земли, когда вслед за массовым вымиранием одних групп животных жизненную арену стремительно завоевывали другие?

Следовательно, в континентальных водоемах значительные эндемические очаги могут действительно развиваться в том случае, если эти водоемы распо-

ложены в области тектонических котловин, ибо эти районы переживают свои маленькие геологические революции, которые, как и геологические революции в земном масштабе, ускоряют эволюцию органического мира и нацело преобразуют его. Надо полагать, что в этих природных экспериментальных лабораториях на фауну действуют не непосредственно тектонические процессы; они лишь вызывают изменение режима водоема, уничтожающее ранее господствовавшие виды и таким образом освобождающее в местном масштабе пространства для эволюционных преобразований у новых, до этого времени мало специализированных форм. С другой стороны, изменение режима водоема, несомненно, влечет и появление совершенно новых биологических ниш, и, очевидно, под влиянием уже этих биотических факторов и взаимной конкуренции организмов происходит становление эндемичной фауны гидробионтов.

Если бы при происходящих в местных масштабах движениях земной коры в подобных водоемах не вымирали ранее процветавшие виды, то, разумеется, здесь не было бы условий и для развития эндемичной фауны; отсюда напрашивается вывод, что темпы дивергентной эволюции этой фауны неизбежно должны быть только ускоренными, т. е. такими, которые соответствовали бы промежуткам времени между эпохами усиления движения земной коры в этих районах. Более того, длительное в геологическом смысле существование очагов эндемичной фауны в континентальных водоемах кажется даже маловероятным. В самом деле, нам не известны для подобных водоемов такие идеальные условия, когда эти озера могли бы быть в полной мере изолированы и гарантированы от вселения сюда в более поздние эпохи убиквистов. Однако среди последних должны быть как более сильные конкуренты, так и активные хищники. Таким образом, эндемичная фауна в континентальных водоемах при длительном их существовании неизбежно подверглась бы как со стороны хищников, так и со стороны конкурентов не только угнетению, но была бы даже обречена на постепенную элиминацию. Подтверждение этому мы и находим на примере замкнутых водоемов Понто-Каспия. Когда в этом районе, как, например, в эпоху верхнего апшерона, в течение длительного времени не бывало движений земной коры и изменений режима водоема, происходило вымирание ряда ранее процветавших видов моллюсков, сохранялись в массовых количествах лишь наиболее стойкие формы.

Чтобы еще более, убедиться в действительном существовании ускоренных темпов дивергентной эволюции эндемичной фауны в континентальных водоемах, кроме приведенных примеров из ископаемых водоемов района Понто-Каспия, напомним еще о подобных же водоемах, существующих и поныне. Мы имеем в виду сроки дивергентной радиации эндемичной ихтиофауны (в основном рыб из сем. *Cichlidae*) в восточно-африканских озерах (109). В соединенных между собой озерах Виктория и Киога из 111 видов рыб эндемиками являются 85 видов. Все это многообразие рыб могло произойти заведомо лишь за период времени, исчисляющийся в 15–20 тыс. лет, так как до этого времени, как показали тщательные геологические исследования в этом районе, в период засухи могли существовать лишь водоемы, не пригодные для обитания этих эндемичных рыб. В других же восточно-африканских озерах эндемики озер Виктория и Киога также не могли развиваться, так как в них существует опять-таки своя эндемичная фауна рыб.

Таким образом, все приведенные выше примеры убеждают нас в том, что эндемические очаги формообразования в водоемах, заполняющих котловины

тектонического происхождения, являются маленькими самобытными мирками, которые живут обособленной жизнью под влиянием местных геологических процессов. В период активизации движения земной коры фауна, населяющая эти водоемы, почти нацело вымирает; в следующие за этим более спокойные эпохи она в усиленных темпах претерпевает эволюционное преобразование и подвергается бурной дивергентной радиации.

Попытаемся с этих позиций подойти к истории интересующей нас байкальской эндемичной фауны. Для этого мы должны прежде всего обратиться к данным геологов о происхождении и истории формирования впадины озера Байкал.

Почти все ученые XVIII в. и первой половины XIX в. полагали, что Байкал представляет глубокий провал в земной коре в результате крупной катастрофы в данной области. Но Черский (73, 74) после подробного изучения береговой полосы отверг это объяснение и признал, что впадина Байкала не провал, а результат медленного и плавного прогибания земной коры в виде синклинальной складки. Образование этого прогиба произошло, по мнению Черского, очень давно, в докембрийское время. Позднее Обручев (52, 54, 55) вернулся к старым представлениям о провале и рассматривал Байкал вместе с системой забайкальских депрессий как сложную цепь грабенов, образовавшихся вследствие расколов жесткой глыбы кристаллического массива. По мнению Обручева, активное формирование байкальской впадины началось с середины третичного времени и продолжалось еще в четвертичном периоде.

Зюсс (107), в сущности принявший полностью точку зрения Обручева, лишь развил представление о байкальской впадине как о сложном грабене, состоящем из двух впадин разделенных узким подводным выступом-горстом.

Тетяев (69, 70) также рассматривает впадину Байкала как результат оседания узкого участка земной коры типа рейнского грабена; по его мнению, впадина образовалась в виде провала на высшей части поднявшегося плоским бугром пенеплена, совсем недавно, уже на глазах первобытного человека.

Шейнман (76) трактует впадину Байкала как гигантскую трещину, образовавшуюся в заключительные моменты сжатия альпийской складчатой зоны монголо-охотского пояса. Шатский (75) предполагает генетическую близость между впадиной Байкала и впадиной Мертвого моря и высказывается за отнесение байкальской впадины к категории образований типа рампа. Наконец, Павловский (56, 57) присоединяется в сущности к точке зрения Шатского, но доказывает, что впадина Байкала является лишь одним из звеньев в целой системе аналогичных образований юга Восточной Сибири. По его мнению, эти впадины представляют собой узкие полосы опускания – в начало четвертичного периода в центральной части сводового поднятия нового Станового хребта Сибири. Байкальскую систему впадин Павловский сопоставляет с областью Большого африканского рифта.

Для наших целей не представляет особого значения выяснение вопроса о том, является ли байкальская впадина грабеном, трещиной, провалом, рампом или рифтом. Для нас важно отметить, что большинство позднейших исследователей на основании нового фактического материала полностью отрицает точку зрения Черского о плавном и медленном образовании Байкальской впадины, но вместе с тем и не рассматривает последнюю как результат «мгновенной» единичной катастрофы, а расценивает ее лишь как одно из явлений интенсивного движения земной коры в Прибайкалье и становления Байкальской нагорной об-

ласти в целом. Точно так же для нас важно отметить, что хотя еще и нет единого установившегося мнения в вопросе о возрасте впадины Байкала, тем не менее взгляд Черского о древнем, еще докембрийском ее возрасте отвергнут и все позднейшие исследователи рассматривают впадину Байкала как несравненно более молодую структуру, начавшую формироваться не ранее половины третичного периода. Хотя точка зрения Тетяева (1. с.) о происхождении Байкальской впадины в эпоху антропогена и встречает очень большие возражения, тем не менее большинство современных геологов не отрицает, что последние этапы ее формирования, определившие как современные ее очертания, так и основные особенности дна, происходили уже в постплиоценовое время. Во всяком случае об этом с несомненной очевидностью свидетельствует, например, приуроченность к Байкальской впадине третичных отложений, уже претерпевших своеобразные складчатые дислокации, а также срезание береговой линией Байкала системы долин даже четвертичного времени, направлявшихся не в Байкал, а в противоположную от него сторону (4). Наконец, за то, что формирование Байкальской нагорной страны в целом – недавний процесс, не закончившийся и по сие время, говорит также и то, что эта область имеет в ряде пунктов повышенную сейсмичность, а по бортам впадин – многочисленные термы и газовые источники.

Итак, на основании последних геологических данных мы можем сделать заключение, что конец третичного времени и первая половина четвертичного периода характеризуются чрезвычайно мощными движениями земной коры в Прибайкалье; в это время, по мнению Павловского (1. с.), здесь происходило формирование сводового поднятия и одновременно оседание его центральной осевой части, приведшее к заложению и развитию ряда впадин байкальского типа. Можно предполагать, что по мощности эти движения земной коры в Прибайкалье не уступали аналогичным процессам, происходившим примерно в это же время в районе Понто-Каспия. Спрашивается, неужели в таком случае в это время в водоемах Прибайкалья, в противоположность основным закономерностям развития замкнутых бассейнов Понто-Каспия, могла бы неизменно сохраняться пышно развитая фауна, например, со среднетретичного времени?

С нашей точки зрения это совершенно невероятно еще и потому, что нет даже фактических данных, которые говорили бы о преемственности Байкалом водных масс из более ранних водоемов. Если Обручев (53) и говорит о мезозойских водоемах в районе современного Прибайкалья, то он не находит преемственной связи между этими водоемами, характеризующими различные геологические эпохи. Совершенно определенно по этому поводу пишет Павловский (56): «Недоказанность наличия озерных террас на сколько-нибудь повышенных уровнях над современным уровнем воды в Байкале говорит вместе с прочими данными о том, что водная масса Байкала в современных границах ее распространения есть вероятнее всего образованно, геологически очень молодое» (с. 364).

Исходя из всего сказанного в отношении геологической истории Прибайкалья и принимая во внимание особенности развития эндемичной фауны в континентальных водоемах, мы полагаем, что современная байкальская фауна эндемиков в целом могла развиваться в основном только лишь после сформирования впадины Байкала, определившей в общих чертах как современное очертание этого водоема, так и основные особенности рельефа его дна.

Нельзя отрицать, что исходными формами для этой фауны могли быть и представители третичной пресноводной фауны Евразии и иммигранты из морских бассейнов более ранних эпох. Однако современная байкальская эндемичная фауна должна стоять дальше от своих предков, нежели, например, многие широко распространенные убиквисты.

В самом деле, если на месте современного Прибайкалья до периода формирования Байкальской нагорной области и образования впадины Байкала и существовала пышно развитая фауна гидробионтов, положившая начало современным байкальским эндемикам, то, согласно присущим органическому миру закономерностям резкой смены характера фауны на гранях геологических эпох, и здесь в местном масштабе эндемического очага формообразования, отражающего, как в зеркале, основной характер эволюции, за верхнетретичное время и первую половину четвертичного периода (т. е. за время интенсивного движения земной коры) в первую очередь вымерли бы именно все те группы и формы, которые до этого времени были здесь наиболее преобладающими. Корнями же для современной байкальской эндемичной фауны могли быть только новые группы и формы, до того игравшие незаметную роль, может быть отчасти ютившиеся на месте, отчасти же мигрировавшие из смежных областей, но оказавшиеся обладателями выгодных биологических свойств в новых экобиотических сочетаниях и благодаря этому ускоренными темпами эволюционировавшие. К этому нужно добавить, что, по мнению позднейших исследователей-геологов (Обручев, Павловский и др.), формирование Байкальской нагорной страны и впадин, в ней расположенных, происходило на протяжении многих эпох, несколькими этапами. Таким образом, предки современной эндемичной фауны Байкала могли даже многократно претерпевать периоды расцвета и угасания.

Разумеется, это еще в большей степени удалило их от исходных форм. Если же мы, наоборот, обратимся к истории пресноводных убиквистов, населяющих, например, озера Палеарктики, то должны согласиться, что эти формы когда-то, в еще очень отдаленные эпохи, претерпевали жестокий отбор на возможность выживания в условиях резкого и частого, но исключительно монотонного изменения среды и суровой конкуренции.

Отбор на такие особенности требует от организма, прежде всего, высокой пластичности, лабильности и склонности к широкой модификационной изменчивости. Наличие всех этих признаков у пресноводных убиквистов и дает несравненно больше шансов донести до наших дней признаки их исходных форм. Следовательно, современную байкальскую эндемичную фауну не только нельзя признать реликтовой, но даже нельзя с нашей точки зрения считать ее палеоэндемичной; это типичная неоэндемичная фауна, не закончившая еще своего становления и по сие время.

Весьма любопытно, что и впадина Байкала, по мнению геологов, еще далеко не закончила своего формирования, и переживаемый в настоящее время ею период, повидимому, может быть сопоставлен, например, в истории ископаемых замкнутых бассейнов Понто-Каспия с временем более спокойных эпох, следовавших непосредственно за периодами усиления движения земной коры, когда фауна, приспособляясь к новым экобиотическим условиям, начинала наиболее сильно дивергировать. Если это так, то еще более понятен все продолжающийся у байкальских эндемиков процесс дивергентной радиации форм, о котором пишет Дорогостайский (28) и который отмечен нами для *Cottoidei*.

Итак, все приведенные выше данные с нашей точки зрения говорят о том, что, подобно байкальским Cottoidei, и остальная эндемичная фауна Байкала развивалась только на месте и в основном лишь в постплиоценовое время благодаря исключительному своеобразию сложившихся здесь экобиотических условий, явившихся следствием молодых мощных тектонических процессов этой области земной коры, вызвавших к жизни новый колоссальный водоем с исключительно благоприятными для органических форм абиотическими условиями, но лишенный в то время сколько-нибудь сформированного населения.

Это заключение о формировании байкальской эндемичной фауны полностью увязывается с новейшей точкой зрения о становлении фауны в другом эндемическом очаге формообразования – восточно-африканских озерах. Если еще в 1922 г. Берг (9) отмечал поразительный параллелизм в развитии творческой мысли в вопросе о морском или пресноводном происхождении фауны оз. Байкала и оз. Танганайки, то в последнее время творческая мысль ученых, изучающих фауну восточно-африканских озер, перешла уже в иное русло, а именно: выяснение вопроса о происхождении было заменено вопросом об истории формирования этой фауны (109, 110) и об установлении причин, обуславливающих ее эндемизм (83), исходя при этом уже из твердо установленного положения о том, что фауна восточно-африканских озер в первую очередь является только эндемичной. Однако байкаловеды-биологи за это время еще не закончили выяснение вопроса о морском или пресноводном происхождении байкальской эндемичной фауны. Поэтому уже ранее отмеченное сходство двух эндемичных очагов формообразования в континентальных водоемах (Берг, 1. с.) не только не закрепилось в литературе, но даже стало стусшеываться, и фауна Байкала продолжала рассматриваться со стороны ее реликтовости, тогда как фауна Танганайки и других африканских озер, расположенных в тектонических котловинах, считалась исключительно эндемичной (24).

Предположение об автохтонном развитии байкальской эндемичной фауны и ее возникновении лишь после сформирования Байкала в его современных границах снова нас полностью сближает с последними установившимися воззрениями на возникновение и характер эволюции эндемичней фауны в африканских озерах тектонического происхождения. В самом деле, если теперь известно, что, например, в оз. Виктория эндемичная фауна рыб могла развиваться за срок не свыше 15–20 тыс. лет (109) и за это время она составляет уже 38 % общего количества форм, зарегистрированных для этого озера, то допустить развитие примерно 75 % эндемичной фауны в Байкале за срок с начала четвертичного периода вполне возможно.

Правда, по таксономической значимости эндемичных форм фауну Байкала можно сравнивать лишь с фауной оз. Танганайка из восточно-африканских озер. Точный возраст этого озера еще не установлен, но по мнению большинства геологов, формирование его впадины происходило не позднее среднетретичного времени. Однако, несмотря на то, что по таксономической значимости эндемичных форм Байкал наиболее близок к Танганайке, более древний возраст последнего озера очень вероятен, так как, по сообщению Бошан (83), в Танганайке наблюдается изобилие отмерших раковин моллюсков и очевидно, что эта некогда наиболее пышно развитая группа в эндемичной фауне Танганайки в настоящее время регрессирует. Бошан (1. с.) объясняет это явление изменением условий среды в Танганайке за последние 15 тыс. лет, со времени образования наиболее

мощного притока этого озера – р. Рузизи. Но для нас в данный момент это не столь важно, для нас существенно лишь то, что эндемичная фауна Танганайки уже находится в состоянии угнетения, тогда как фауна Байкала, как мы неоднократно отмечали, пребывает в периоде своего наиболее пышного расцвета. Отсюда вполне вероятен и более древний возраст фауны Танганайки, если исходить из тех закономерностей развития фауны в континентальных водоемах, о которых мы говорили выше, приводя пример развития ископаемых замкнутых бассейнов Понто-Каспия. Весьма замечательно, что сходство Байкала с восточноафриканскими озерами не ограничивается лишь одной фауной; в последнее время Павловским (56, 57) система впадин Байкальской нагорной страны в целом сопоставляется с областью Великого африканского рифта и отмечается при этом поразительное сходство как во времени образования этих структур, так даже и в деталях их морфологии.

Надо надеяться, что изучение фауны в других, кроме Байкала, озерах, заполнивших тектонические котловины Байкальской нагорной области сразу после их формирования, даст еще немало неожиданных находок эндемичной фауны, что послужит дополнительным материалом для более детального сопоставления эндемичных очагов формообразования гидробионтов как в области опусканий в Восточной Африке, так и в Прибайкалье. Правдоподобность этого предположения уже подтверждается результатами, полученными на основании даже немногочисленных и случайных сборов из оз. Косогола (6, 40) и оз. Баунт (38, 66), расположенных во впадинах Байкальской нагорной области.

ВЫВОДЫ

Одна из замечательных особенностей байкальских *Cottoidei*, состоящих из 31 вида и разновидностей, заключается в их резко выраженной батифильности. В то время как вертикальные профили других эврибатных групп байкальской эндемичной фауны соответствуют общему батиметрическому распределению преобладающего большинства фауны морей и океанов, при котором качественный состав животных уменьшается с глубиной, у байкальских *Cottoidei*, наоборот, к мелководным зонам приурочено наименьшее количество видов и разновидностей, а на глубинах ниже 200 м гораздо богаче их качественный состав. Установлено также, что батифильные виды байкальских бычков обладают весьма высокой внутривидовой изменчивостью, тогда как их мелководные формы более стабильны. Последняя особенность дает основание полагать, что в глубинных зонах Байкала бычки не находятся в условиях пессимума, а, очевидно, продолжают активно расщепляться.

Перечисляя абиотические факторы, которые могли бы в какой-то мере повлиять на переход бычков в глубинные зоны или содействовать увеличению у них в этих зонах радиации, мы не находим ни одного из них, реальность действия которого в этом направлении была бы очевидна. Однако сопоставление экологических, биогеографических и иных данных показывает, что основные факторы, породившие своеобразие батиметрического распределения байкальских бычков и усиленную радиацию среди батифильных форм, были биотическими. Наличие свободных пространств для расселения и свободных биотических ниш для пропитания и размножения и отсутствие или резкое уменьшение элиминации хищниками вновь возникающих, но еще не вполне адаптированных к ва-

кантным нишам форм, в сочетании со взаимной конкуренцией – вот те биотические факторы, которые сыграли решающую роль в своеобразном распределении байкальских бычков по глубинам, главным образом в их дивергентной эволюции.

Значение свободных пространств и биологических ниш для дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* подтверждается совершенно конкретными примерами становления новых видов в районе Ушканьих островов на Байкале и разнообразной адаптивной специализацией глубоководных видов.

Влияние хищников на радиацию байкальских *Cottoidei* ясно видно при сопоставлении горизонтального и вертикального распределения в количественном и качественном отношении как самих бычков, так и рыб, их уничтожающих.

Ведущая роль названных выше биотических факторов для дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* находится в полном соответствии со значением этих факторов для радиации эндемичной фауны и в других водоемах, расположенных в тектонических котловинах (109, 110), а также в условиях островных очагов формообразования (78, 79).

Произведенные исследования позволяют сделать некоторые выводы и о сроках, в течение которых могла в Байкале формироваться фауна *Cottoidei*, особенно ее батифильные представители. Вопреки укоренившемуся мнению о древности байкальской эндемичной фауны вообще и глубоководной в частности (19, 24), наши исследования показали, что фауна *Cottoidei* в глубинных зонах Байкала могла развиться лишь по окончательном сформировании максимальных глубин в этом озере и уже после заселения их фауной беспозвоночных, являющихся кормовой базой для бычков. Возможность становления большей части батифильных форм байкальских *Cottoidei* только за это время прежде всего подтверждается тем, что до появления первых хищников на Байкале, произошедшего не ранее ледникового периода, вертикальное распределение *Cottoidei* должно было соответствовать характеру батиметрического распределения других групп, т. е. наибольшее количество видов должно было обитать в мелководных зонах, а в глубинной области несколько меньше. Однако если даже считать, что в то время в мелководных зонах Байкала (литоральной и сублиторальной) обитало не меньшее количество видов и разновидностей *Cottoidei*, нежели теперь (т. е. 9 форм), а закономерность их распределения в глубину в общих чертах соответствовала современному батиметрическому профилю байкальских беспозвоночных животных, то к трем другим зонам (профундальной, псевдоабиссальной и абиссальной) могло быть приурочено в то время в общей сложности не свыше 10 видов и разновидностей *Cottoidei*.

Таким образом, более чем на одну треть байкальская фауна *Cottoidei* могла развиться уже после вселения в Байкал хищников, т. е. в послеледниковое время. Дальнейшее вытеснение хищниками в глубинные зоны Байкала уже сформированной фауны *Cottoidei* также маловероятно, так как в этом случае мы не наблюдали бы в глубинных зонах Байкала того поразительного количества переходных форм между отдельными батифильными видами бычков, которые сейчас там обитают, и не имели бы и столь высокой внутривидовой изменчивости.

Предполагаемое время становления фауны *Cottoidei* в Байкале не кажется слишком коротким по сравнению со сроками, в течение которых формировалась еще более богатая фауна в других эндемических очагах, например в восточноафриканских озерах тектонического происхождения, где за перпод не свыше 15–

20 тыс. лет в некоторых озерах (Виктория и Киога) радиация рыб, главным образом из сем. Cichlidae, достигла 85 видов (107). Наконец, если период становления байкальских Cottoidei сопоставить со сроками становления других групп Cottoidei, о возрасте которых мы можем судить на основании палеонтологических данных, то и в этом случае мы получим вполне сравнимые величины. Таким образом, в настоящее время имеется достаточно оснований утверждать, что фауна Cottoidei Байкала (в которой большинство видов и разновидностей представлено батифильными формами) формировалась в течение четвертичного времени и преимущественно даже в послеледниковое время.

Так как Cottoidei в эндемичной фауне Байкала имеют большой удельный вес (если не по числу видов, то во всяком случае по степени освоения наиболее характерных биологических ниш), было бы односторонним рассматривать эволюцию этой группы совершенно изолированно, независимо от истории развития эндемичной фауны Байкала вообще. В подавляющем большинстве работ возраст байкальской эндемичной фауны оценивается, как очень древний, относящийся к среднетретичному или даже мезозойскому времени. Такая оценка есть результат чрезмерного увлечения вопросом о морском или пресноводном происхождении этой фауны, вследствие чего сторонники как той, так и другой гипотезы изучали в основном не эндемичную, а реликтовую фауну. В результате повышенного интереса байкаловедов-биологов к исходным формам, а не к фауне в целом при обсуждении причин, обуславливающих своеобразие байкальской фауны, их в первую очередь интересовали факторы, способствовавшие не формированию этой фауны, а сохранению здесь ее древних элементов. Точно так же и при освещении вопроса о темпах эволюции байкальской эндемичной фауны во главу угла ставились не самые темпы этой эволюции, а вопрос о том, насколько они могут быть увязаны со сроками существования того гипотетического водоема, из которого, по мнению того или иного исследователя, могла вести свое начало байкальская эндемичная фауна.

Рассматривать байкальскую эндемичную фауну как реликтовую нет никаких оснований. По самым смелым подсчетам среди байкальской эндемичной фауны по всем группам животных древних форм может оказаться не больше 35–40 видов, тогда как эндемичных форм, являющихся несомненными аутохтонами для Байкала, к настоящему времени насчитывается около 1100. К этому нужно еще добавить, что древность даже и немногочисленных представителей байкальской фауны требует дальнейших доказательств. Таким образом, расценивать байкальскую эндемичную фауну как реликтовую нет никаких оснований, ее следует считать эндемичной. Отсюда естественен вывод, что и сроки становления байкальской фауны, выдвигавшиеся ранее в основном для объяснения эволюции реликтовой, а не эндемичной байкальской фауны, ни в какой мере не могут считаться отвечающими действительности.

Если же байкальскую фауну расценивать только как эндемичную, то ускоренные темпы для ее эволюции неизбежны: эндемические очаги формообразования в континентальных водах обычно наблюдаются в водоемах, расположенных в тектонических котловинах. Как показало палеобиологическое изучение подобных ископаемых замкнутых водоемов в районе Понто-Каспия, их фауна была чрезвычайно чувствительна к движениям земной коры; в эпохи усиления движения земной коры она вымирала, в следовавшие затем более спокойные периоды остатки этой фауны начинали усиленно дивергировать и почти каждый

вид при этом превращался в группу форм. Если спокойные периоды в жизни земной коры в этом тектоническом районе удерживались на долгое время, то эволюция фауны шла в несколько ином направлении, а именно: значительная часть вновь образовавшихся видов при этом вымирала, а другие виды, наоборот, давали пышный количественный расцвет (41). Рассматривая в свете этих закономерностей развития замкнутых водоемов Байкал, мы увидим, что еще в начале четвертичного периода в районе Байкальской нагорной области наблюдались мощные горообразовательные процессы, в результате которых впадина и получила современные очертания и основные особенности рельефа дна (54–57, 70).

Отсюда можно заключить, что если до постплиоценового времени в водоемах, бывших на месте современного Байкала, и была пышно развитая третичная фауна, то за период окончательного формирования впадины Байкала она погибла, а современная эндемичная байкальская фауна развилась уже в постплиоценовое время из мало специализированных форм, которые отчасти ютились на месте, отчасти же мигрировали из смежных областей и которые оказались обладателями выгодных биологических свойств в новых экобиотических сочетаниях и благодаря этому ускоренными темпами эволюционировали. Реальность столь ускоренных темпов дивергентной радиации у представителей эндемичной фауны гидробионтов, населяющих водоемы, расположенные в тектонических впадинах, подтверждается также и сроками становления эндемичной фауны в таких восточно-африканских озерах, как, например, Виктория, Киоги и другие озера этой системы, имеющие возраст не свыше 15–20 тыс. лет (109, 110).

Судя по вымиранию моллюсков в оз. Танганайка (принадлежащем к этой же системе), его фауна имеет более древний возраст, нежели эндемичная фауна Байкала. К факторам, вызвавшим к жизни столь большое многообразие видов в Байкале, относятся наличие свободных пространств для расселения и свободных биологических ниш для пропитания и размножения организмов и наряду с этим отсутствие элиминации хищниками или выработка защитных мероприятий от них в сочетании со свободной индивидуальной конкуренцией.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абросов В.И.* Осенний нерест бычка *Procottus jeittelesi* в Байкале. Природа, 1946, № 7, с. 66.
2. *Андряшев А.П.* Новые данные о глубоководных рыбах Берингова моря. ДАН СССР, 1935, т. IV (III), № 1–2 (70–71), с. 105–108.
3. *Андряшев А.П.* Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд. Ленингр. гос. ун-та, Л., 1939, с. 1–184.
4. *Архангельский А.Д., Шатский Н.С., Меннер В.В., Павловский В.В., Херасков Н.П. и др.* Краткий очерк геологической структуры и геологической истории СССР. Изд. Ин-та геол. АН СССР, М., 1937, с. 1–300 и атлас.
5. *Базикалова А.Я.* Амфиподы озера Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., 1945, т. XI, с. 1–440.
6. *Базикалова А.Я.* Амфиподы озера Косогол (Монгольская народная республика). ДАН СССР, 1946, т. 53, № 7, с. 677–679.
7. *Базикалова А.Я.* Питание байкальского налима (рукопись), 1944.
8. *Базикалова А.Я., Калинин Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н.* Материалы к познанию бычков Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., 1937, т. VII, с. 109–212.

9. *Берг Л.С.* Сравнение озер Байкала и Танганайки. Изв. Геогр. ин-та, 1922, в. 3, с. 62–71.
10. *Берг Л.С.* Фауна Байкала и ее происхождение. Климат и жизнь, М., 1922, с. 28–53.
11. *Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 3 изд. ч. II, Изд. Всесоюз. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., Л., 1933, с. 543–903.
12. *Берг Л.С.* Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. V, с. 1–517.
13. *Березовский А.И.* Рыбное хозяйство Бурят-Монгольской АССР. Проблемы Бурят-Монгольской АССР, т. 11, Изд. АН СССР, М. – Л., 1936, с. 207–224.
14. *Бирштейн Я.А.* Фауна материковых вод. В книге: Н.А. Бобринский, Л.А. Зенкевич, Я.А. Бирштейн. География животных. Изд. «Советская наука», М., 1946, с. 1–455.
15. *Верещагин Г.Ю.* Некоторые данные о режиме глубинных вод Байкала в районе Маритуга. Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкал, т. 11, 1927, с. 77–138.
16. *Верещагин Г.Ю.* Два типа биологических комплексов Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., т. VI, 1935, с. 199–212.
17. *Верещагин Г.Ю.* Основные черты вертикального распределения динамики водных масс на Байкале. Сб. акад. Вернадскому к 50-летию научн. и педагог. деят. Изд. АН СССР, М. – Л., 1936, с. 1208–1230.
18. *Верещагин Г.Ю.* Работы Лимнологической станции Академии Наук СССР на Байкале. Изв. АН СССР, 1937, сер. биол., № 3, с. 1081–1091.
19. *Верещагин Г.Ю.* Теоретические вопросы, связанные с разработкой проблемы происхождения и истории Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., т. X, 1940, с. 7–72.
20. *Верещагин Г.Ю.* Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Тр. Байк. лимнол. ст., 1940, т. X, с. 73–239.
21. *Верещагин Г.Ю.* Морфология, динамика и эволюция берегов Байкала (рукопись). 1939.
22. *Верещагин Г.Ю., Горбов А.И., Менделеев И.Д.* К вопросу о нахождении в природе воды аномальной плотности. ДАН СССР, 1934, т. 11, № 2, с. 131–136.
23. *Гарбер Б.И.* К познанию планктона глубин озера Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., 194, т. XII.
24. *Гептнер В.Г.* Общая зоография. Биомедгиз, М. – Л., 1936, с. 1–547.
25. *Гильзен К.К.* Материалы по исследованию грунта Байкальского озера. Изв. Русск. геогр. об-ва, 1915, т. 51, в. 3, с. 101–116.
26. *Грацианов В.* Ихтиофауна Байкала. Изв. Об-ва люб. ест. антр. этн., 1902, т. ХСVIII; Тр. Зоол. отд., 1902, т. XIII; Дневн. Зоол. отд., 1902, т. 111, № 3, с. 18–61.
27. *Гурьянова Е.Ф.* Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора. Природа, 1935, №11, с. 64–72.
28. *Дорогостайский В.Ч.* Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал. Сб. трудов проф. и препод. Ирк. гос. ун-та, 1923, в. IV, с. 3–31.
29. *Иванов Т.М.* К вопросу о питании байкальской нерпы. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Вост.-Сиб. гос. ун-те, 1936, т. VII, в. 1–2, с. 137–140.
30. *Иванов Т.М.* Байкальская нерпа (*Phoca sibirica* Gmelin), ее биология и промысел. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Вост.-Сиб. гос. ун-те, 1938, т. VIII, в. 1–2, с. 5–119.
31. *Калабухов Н.И.* Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. Зоол. журн., 1935, т. XIV, в. 2, с. 209–242.
32. *Калабухов Н.И.* Изменчивость и массовое размножение. Журн. общ. биол., 1941, т. 11, № 3, с. 381–394.
33. *Кожин Н.И.* Сырьевая база Байкала и перспективы ее использования (рукопись). 1945.
34. *Кожов М.М.* К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Ирк. гос. ун-те, 1930, т. V, в. 1, с. 1–163.

35. *Кожов М.М.* Гидрологические и гидробиологические исследования в Баргузинском заливе. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Ирк. гос. ун-те, т. VI, в. 1, с. 9–84.
36. *Кожов М.М.* К вопросу о питании промысловых рыб Байкала. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Ирк. гос. ун-те, 1934, т. VI, в. 1, с. 116–127.
37. *Кожов М.М.* Моллюски оз. Байкал. Систематика, распределение, экология, некоторые данные по генезису и истории. Тр. Байк. лимнол. ст., 1936, т. VIII, с. 1–320.
38. *Кожов М.М.* Байкальская полихета *Manajunkia baicalensis* Nussb. в озерах бассейна р. Витима. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Вост.-Сиб. ун-те, 1942, т. IX, в. 3–4, с. 231–238.
39. *Кожов М.М.* Некоторые итоги и очередные задачи гидробиологических исследований в Восточной Сибири. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Вост.-Сиб. гос. ун-те, 1942, т. IX, в. 1–2, с. 3–23.
40. *Кожов М.М.* Байкальские моллюски в оз. Косогол (Монголия). ДАН СССР, 1946, т. LII, № 4, с. 369–372.
41. *Колесников В.П.* О закономерностях развития замкнутых бассейнов. ДАН СССР, 1939, т. XXIII, № 8, с. 808–810.
42. *Крог А.* Жизнь в океанических глубинах. Усп. совр. биол., 1935, т. IV, в. 6, с. 513–521.
43. *Личков Б.Л.* Геологические периоды и эволюция живого вещества. Журн. общ. биол., 1945, т. VI, № 3, с. 157–182.
44. *Мартинсон Г.Г.* Материалы к исследованию ископаемой микрофауны и спонгифауны Прибайкалья. Тр. Байк. лимнол. ст., 1940, т. X, с. 425–452.
45. *Мартинсон Г.Г.* Ископаемая фауна беспозвоночных древних континентальных водоемов Забайкалья Тр. Байк. лимнол. ст., 1948, т. XII.
46. *Мартинсон Г.Г.* Новые мезозойские *Gastropoda* из Восточного Забайкалья (рукопись). 1947.
47. *Менделеев И.Д.* Об аномальной плотности глубинных вод Байкала. ДАН СССР, 1935, т. III (VIII), № 3 (65), с. 105–108.
48. *Миклашевская Л.Г.* Материалы к познанию биологической продуктивности дна Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., 1935, т. VI, с. 99–198.
49. *Миклашевская Л.Г.* Питание некоторых промысловых рыб Байкала (хариусы, сига) (рукопись). 1936.
50. *Мишарин К.И.* Состояние и перспективы рыбного промысла в Восточной Сибири. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Вост.-Сиб. гос. ун-те, 1942, т. IX, в. 3–4, с. 3–34.
51. *Мишарин К.И.* К биологии Байкальского омуля [*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)] (рукопись). 1937.
52. *Обручев В.А.* Экскурсия в золотоносный район западного Прибайкалья по рр. Сарме и Иликте. Изв. Вост.-Сиб. отд. Русск. геогр. об-ва, 1897, т. XXVIII, с. 14–15.
53. *Обручев В.А.* Орографический и геологический очерк юго-западного Забайкалья. Геол. иссл. по линии Сиб. жел. дор., 1914, в. 22, ч. 1, с. 1–806.
54. *Обручев В.А.* Геологический очерк Прибайкалья и Ленского района. Очерки по геологии Сибири. Изд. АН СССР, Л., 1932, с. 1–128.
55. *Обручев В.А.* Геология Сибири, т. 111. Изд. АН СССР, 1938, М. – Л., с. 781–1357.
56. *Павловский Е.В.* Впадина оз. Байкал. Изв. АН СССР, серия геол., 1937, № 2, с. 351–377.
57. *Павловский Е.В.* Проблема происхождения впадины оз. Байкал. Природа, 1941, № 3, с. 19–31.
58. *Раммельмейер Е.С.* Исследование фауны третичных отложений Байкала. Эксп. АН СССР в 1931 г. Л., 1932, с. 70–72.
59. *Раммельмейер Е.С.* Ископаемые моллюски пресноводных отложений Забайкалья. Тр. Байк. лимнол. ст., 1940, т. X, с. 399–423.
60. *Резвой П.Д.* Пресноводные губки. Фауна СССР. Губки, т. 11, в. 2, 1936, с. 1–124.

61. *Рубцов И.А.* О неравномерности темпа эволюции. Журн. общ. биол., 1945, т. VI, № 6, с. 411–441.
62. *Световидов А.Н.* Материалы по систематике и биологии хариусов оз. Байкал. Тр. Байк. лимнол. ст., 1931, т. 1, с. 19–200.
63. *Совинский В.К.* Amphipoda оз. Байкал. Зоол. иссл. Байкала, в. 9. Киев, 1915, с. 1–483.
64. *Талиев Д.Н.* К изучению остеологии байкальских Cottoidei при помощи лучей Рентгена. Вестн. рентгенол. и радиолог., 1938, т. XX, с. 225–235.
65. *Талиев Д.Н.* Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории Байкальской фауны. Тр. Байк. лимнол. ст., 1940, т. X, с. 241–355.
66. *Талиев Д.Н.* Предки байкальских Cottoidei в Ципо-Ципиканских озерах (система р. Витима, бассейн Лены). ДАН СССР, 1946, т. LI, № 8, с. 743–746.
67. *Талиев Д.Н.* Новый род Cottoidei из оз. Байкал. ДАН СССР, 1946, т. LIV, № 1, с. 89–92.
68. *Таранец А.Я.* К классификации и происхождению бычков семейства Cottoidei. Изв. АН СССР, серия биол., 1941, № 3, с. 427–447.
69. *Тетяев М.М.* К истории Прибайкалья. Геол. вестн., 1915, т. 1, № 5, с. 76–79.
70. *Тетяев М.М.* Северо-западное Прибайкалье. Область с. Горемыки. Тр. Геол. ком., 1916, т. XXVI, с. 1–118.
71. *Ушаков П.В.* Некоторые особенности фауны и гидрологического режима Охотского моря. Природа, 1934, № 11, с. 67–72.
72. *Фризен Г.* Космические лучи и органическая эволюция. Усп. совр. биол., 1936, т. 5, в. 4, с. 749–750.
73. *Черский И.Д.* О результатах исследования оз. Байкал. Материалы по геол. России, 1884, т. XIII, с. 1–49.
74. *Черский И.Д.* К геологии внутренней Азии. Тр. СПб. об-ва естеств., 1887, т. XVIII.
75. *Шатский Н.С.* Основные черты тектоники Сибирской платформы. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., 1932, т. X, в. 3–4, с. 475–509.
76. *Шейнман Ю.М.* Некоторые черты тектоники юго-востока Сибири. Пробл. сов. геол., 1933, т. 1, № 2, с. 125–144.
77. *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР, М. – Л., 1939, с. 1–231.
78. *Шмальгаузен И.И.* Темп эволюции и факторы, его определяющие. Журн. общ. биол., 1943, т. IV, № 5, с. 253–285.
79. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). Изд. АН СССР, М. – Л., 1946, с. 1–395.
80. *Шмидт П.Ю.* Охотское море и его фауна рыб. Вести. АН СССР, 1935, № 5, с. 29–38.
81. *Шулейкин В.В.* Физика моря, т. 11, М. – Л. 1938, с. 1–362.
82. *Яснитский В.Н.* Планктон северной оконечности Байкала. Изв. Биол.-геогр. ин-та при Ирк. гос. ун-те, 1934, т. VI, в. 1, с. 85–102.
83. *Beauchamp R.S.* Lake Tanganyika. Nature, 1946, v. 157, № 3981, p. 183–184.
84. *Berg L.S.* Uebersicht der Cataphracti (Fam. Cottidae, Cottocomphoridae und Compheridae) des Baikalsees. Zool.-g. Anzeiger, 1906, Bd. XXX, 27, s. 906–911.
85. *Berg L.S.* Die Cataphracti des Baikalsees. Viss. Ergebn. Zool. Exped. nach d. Baikalsee. Kijev-Berlin, 1907, Bd. 3, s. 1–75.
86. *Boulenger G.A.* Synopsis of Suborders and Families of Teleostean fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., 1904, v. 13 (ser. 7).
87. *Buschkiel A.L.* Warme, Wachstum und Vermehrung in tropischen Gewässern. Int. Rev. d. gesamt. Hydrobiol. und Hydrogr., 1937, Bd. 35, H. 4/6, s. 447–468.
88. *Buxton P.A.* Insects of Samoa. Brit. Museum. Publ., 1935.
89. *Buxton P.A.* The formation of species in Samoa, etc., Proc. Linn. Soc, 1938. v. 150, p. 264–269.

90. *Cope*. On the fishes of the recent and Pliocene lakes of the western part of the great basin, and of the Idaho Pliocene lake. Proc. Ac. Nat. Sci. Philad., 1883, p. 134–166.
91. *Dawson*. Note on a fossil fish and marine worm found in the Pleistocene nodules of Greens creek, on the Ottawa. Canad. Rec. Sci, 1890, v. IV, p. 86–88.
92. *Ekman S.* Allg meine Bemerkungen uber die Tiefenfauna der Binnenseen. Int. Rev. d. gesamt in Hydrobiol. und Hydrogr., 1917–1920, Bd. VIII.
93. *Ekman S.* Die Methoden der Tiergeographie des Süßwassers. Handb. d. biolog. Arbeitsmethcdon, 1927, Abt. 1, Teil. 2/11, s. 1209–1248.
94. *Ekman S.* Tiergeographie des Mee.res. Leipzig. 1935, s. 1–542. •
95. *Gajevskaja N.S.* Zur Oekologie, Morpologie und Systematik der Infu-serien des Baikalsees. Zoologica, 1933, H. 83, Lief. 1–3, S. 1–298.
96. *Gregory W.K.* Fish skulls. Trans. Am. Phil. Soc. Philadelphia, 1933, v. XXIII, part II, p. 150–325.
97. *Gulik I.T.* Evolution Racial and Habitudinal, Carnegie Inst. Publication. 25, Washington, 1905.
98. *Harrison I.W.* Genetical studies in the moths of the genus *Oporabia*. Journ. Genetics, 1920, v. 9.
99. *Huxley J.* Evolution. The Modern Synthesis. George Allen a. Unvin. Ltd., London, 1935, p. 1–645.
100. *Korotneff A.A.* Die Planarien des Baikalsees. Wiss. Ergebn. Zool. Exped. Baikalsee, 1912, Bd. 5, s. 1–28.
101. *Lindholm V.A.* Die ersten Schnecken (Gastropoda) aus dem See Kossogol in Nerd West Mongoliens. ДАН СССР, 1929, т. XIII, p. 315–318.
102. *Lonnberg A.Y.E.* Om nagra fynd i Litorina-lerai Norrkoping. Ark. Zool. Stockh., 1908, v. IV, № 22, p. 1–27.
103. *Martynov A.V.* Die Trichopteren Sibiriens und der angrenzenden Gebiete, 11 Teil, Subf. Apataniinae (Fam. Limnophilidae). Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 1914, т. XIX, p. 1–87.
104. *Michaelsen W.* Die Oligochaeten des Baikalsees moncgraphisch bearbeitet. Wiss. Ergebn. Zool. Exped. Baikalsees, 1905, Lief. 1, s. 1–69.
105. *Mordvilko A.* Artbildung und Evcluticn. Bicl. Gener., 1937, Bd. XII, s. 271.
106. *Regan C.T.* The osteckgy and classification of the Teleostean fishes of the order Scleroparei. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), 1913, v. XI, p. 169–184.
107. *Suess E.* Das Anlitz der Erde. Wien, 1901, Bd. III.
108. *Thomas H.-H.* Cosmic Rays and the origin of species. Nature, 1936, v. 137, № 3454, p. 51–53; № 3455, p. 97–98.
109. *Worthington E.W.* On the evclution of fish in the great lakes cf Africa. Int. Rev. d. gesamtan Hydrbicl. und Hydrtrgr., 1937, Bd. 35, Heft 1/3, s. 304–317.
110. *Worthington E.W.* Gecgraphical Differentiatcicn in Fresh Waters, with special reference to fish. The new systematics, ed. J.S. Huxlev. Oxford, 1940, p. 287–302.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Биобиблиографический очерк	4
Список литературы	32
Список научных трудов Д.Н. Талиева.....	33
Д.И. Талиев. К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции Байкальских <i>cottoidei</i>	38

Научное издание

ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ ТАЛИЕВ
ЛЮБИТЬ НАУКУ, А НЕ СЕБЯ В НЕЙ

Авторы-составители *Ольга Тимофеевна Русинек,*
Валентина Григорьевна Сиделева

Технический редактор *А.И. Шеховцов*
Дизайнер *И.М. Батова*

Подписано в печать 29.05.2018 г. Формат 60×90/16.
Гарнитура Times New Roman. Бумага Ballet. Уч.-изд. л. 8,9. Усл. печ. л. 5,6.
Тираж 500 экз. Заказ № 813.

Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН.
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1